

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA  
INSTITUTO DE BIOLOGIA

**Biologia reprodutiva do opilião *Iporangaia pustulosa*  
(Arachnida: Opiliones): seleção sexual e evolução do cuidado  
paternal**

GUSTAVO REQUENA SANTOS

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

---

S237b Santos, Gustavo Requena, 1983-  
Biologia reprodutiva do opilião *Iporangaia pustulosa* (Arachnida:  
Opiliones) : seleção sexual e evolução do cuidado paternal / Gustavo  
Requena Santos. - 2008.  
122 f. : il.

Orientador: Glauco Machado.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Inclui bibliografia.

1. Opilião - Teses. 2. Aracnídeo - Teses. I. Machado, Glauco. II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

---

CDU: 595.43-116

Elaborado pelo Sistema de Bibliotecas da UFU / Setor de Catalogação e Classificação

Gustavo Requena Santos

**Biologia reprodutiva do opilião *Iporangaia pustulosa*  
(Arachnida: Opiliones): seleção sexual e evolução do cuidado  
paternal**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

**Orientador**

**Prof. Dr. Glauco Machado**

UBERLÂNDIA, MG

Fevereiro - 2008



Gustavo Requena Santos

**Biologia reprodutiva do opilião *Iporangaia pustulosa*  
(Arachnida: Opiliones): seleção sexual e evolução do cuidado  
paternal**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

APROVADO em 18 de fevereiro de 2008

Prof. Dr. Rogelio Macías-Ordóñez

INECOL (México)

Prof. Dr. Ariovaldo A. Giaretta

UFU

Prof. Dr. Glauco Machado  
USP  
(Orientador)

UBERLÂNDIA, MG

Fevereiro - 2008



## AGRADECIMENTOS

---

Ao Glauquito, pela orientação fantástica, me guiando pela mão desde o princípio, sendo o grande responsável pelo o que sei de trabalho de campo, trabalho em equipe, teoria ecológica e comportamental, assim como por ter criado um ambiente de trabalho tão play no qual tive a liberdade de fazer discussões profundas, sejam de mérito científico como pessoais. Por isso, agradeço também ao AMIGO Glauquito, por muitas horas de desabafo, de aconselhamentos, de falar besteira, de curtidão, de ajuda quando a situação tava braba e de risadas em festas memoráveis, sempre ao som do Rappa, Nirvana ou algum clássico dos anos 80.

Ao maridão Buzatto, que não bastasse me ajudar muito no campo, nas discussões científicas (teóricas e metodológicas), na contagem de milhões de desovas, nas viagens intermináveis e na passagem de dados sem fim para o computador (“dor compartilhada dói menos”), ainda é um super amigo pra todos os momentos e, definitivamente, ele estava do meu lado em muitos deles: nas bebedeiras, nas roubadas, nos momentos tensos e decisivos. Buza, você é O CARA!

À maridinha Tata, que, além da ajuda no campo e, em especial, na frente do computador, foi essencial para agüentar a distância de morar em Uberlândia. Às nossas muitas horas na cozinha, às nossas discussões sobre combinar a mobília da casa com os utensílios de R\$ 1,99, ao cuidado e carinho que criamos um pelo outro nesses tantos meses morando junto e que se mantém agora, mesmo distanciados. Te adoro demais, garotinha!

Ao pessoal que passou pelo laboratório, Thiago, Renata e Fran, pela ajuda em campo, mesmo no frio de 5 °C de julho ou embaixo de chuvas torrenciais de janeiro.

Ao grande Renato Paiva, nosso guia do Parque Estadual Intervales e que sempre deu uma ajuda fenomenal em campo, encontrando as mais obscuras desovas embaixo de sol ou chuva, de noite ou de dia, e sempre com o bom-humor inatingível.

A toda a equipe do Parque Estadual Intervales, pela amizade, companhia, comidas sensacionais, conversas, piadas, apoio logístico e disposição em sempre me receber bem, que, sem dúvida nenhuma, fizeram a diferença para aliviar o isolamento, principalmente nos meses de trabalho mais intensivo.

À Naty, ao Marcelo e ao Marco Aurélio, pelas companhias e caronas de 4 h de viagem, pedágios, conversas mais do que filosóficas sobre as cores das pontes de Sorocaba, os dinossauros em um Shopping e as viagens acunpunturais.

À Sam e ao Leozinho pela ajuda em toda a parte botânica das plantas hospedeiras, da coleta à identificação das espécies.

Ao amigo Adal, pela identificação das aranhas predadoras de ovos.

Ao Dudu e ao Miúdo, colaboradores de alguns capítulos da tese, por abrir meus olhos para o maravilhoso mundo dos modelos nulos e da seleção de modelos (embora ainda precise comer muito arroz e feijão pra entender um pouquinho do que eles entendem).

A todo o pessoal que conheci na UFU, em especial à galera que estava toda semana “comemorando” as notas de estatística e discutindo muita ciência, fosse nas mesinhas do Senil ou em algum churras pela cidade – Alana, Cauê, Ernane, Heraldo, Renatinha e Vagner.

Ao pessoal que conseguiu me mostrar que Uberlândia até que tem lugares legais para sair e curtir até o dia seguinte, dançando até amanhecer (aceleeeeeeeeera) – Alê, Edu, Fabiano, Fer, Gu, Hugo, Josmar, Nayalla e Neto.

Aos Drs. Ariovaldo A. Giaretta e Rogelio Macías-Ordóñez, por aceitarem fazer parte da banca e pelos comentários feitos sobre os manuscritos.

À Coordenação de aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de mestrado e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo auxílio financeiro ao projeto (processos nº 02/00381-0, 03/05418-1 e 05/55985-5).

## ÍNDICE

---

<b>RESUMO</b> .....	01
<b>ABSTRACT</b> .....	02
<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	03
<b>OBJETIVOS GERAIS</b> .....	10
<b>ÁREA DE ESTUDO</b> .....	13
<b>COLETA DE DADOS</b> .....	15
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	16
<b>CAPÍTULO 1: Cuidado paternal no opilião <i>Iporangaia pustulosa</i> (Arachnida: Opiliones): sazonalidade reprodutiva, reversão se papéis sexuais e benefícios do cuidado à prole</b> .....	19
1.1. Resumo.....	20
1.2. Introdução.....	21
1.3. Material e Métodos.....	24
1.3.1. Observações comportamentais.....	24
1.3.2. Dinâmica de adição e remoção de ovos nas desovas.....	26
1.3.3. Qualidade dos sítios de oviposição.....	27
1.3.4. Manipulação experimental.....	28
1.4. Resultados.....	29
1.4.1. Sazonalidade reprodutiva.....	29
1.4.2. Cortejo, cópula e oviposição.....	30
1.4.3. Atividade dos machos guardiões.....	36
1.4.4. Fatores de mortalidade de ovos e cuidado paternal.....	40
1.4.5. Benefícios do cuidado paternal.....	43
1.5. Discussão.....	45
1.6. Referências Bibliográficas.....	50
1.7. Apêndice.....	52
<b>CAPÍTULO 2: Custos de sobrevivência do cuidado paternal no opilião <i>Iporangaia pustulosa</i> (Arachnida: Opiliones)</b> .....	55
2.1. Resumo.....	56
2.2. Introdução.....	57
2.3. Material e Métodos.....	60
2.3.1. Coleta de dados.....	60
2.3.2. Modelando as taxas de sobrevivência e de recaptura.....	60
2.4. Resultados.....	63
2.5. Discussão.....	67
2.6. Referências Bibliográficas.....	72

<b>CAPÍTULO 3: <i>Iporangaia pustulosa</i> (Arachnida: Opiliones) como organismo modelo para testar a hipótese de evolução do cuidado paternal via seleção sexual.....</b>	<b>74</b>
3.1. Resumo.....	75
3.2. Introdução.....	76
3.3. Material e Métodos.....	80
3.3.1. Dissecção de fêmeas.....	80
3.3.2. Quantificação das atividades de forrageamento.....	80
3.3.3. Estimativa da abundância populacional.....	82
3.3.4. Avaliação da atratividade dos machos.....	83
3.3.5. Experimento de campo.....	86
3.4. Resultados.....	88
3.4.1. Iteroparidade vs. semelparidade.....	88
3.4.2. Atividade de forrageamento.....	88
3.4.3. Abundância local de fêmeas.....	91
3.4.4. Sucesso reprodutivo dos machos.....	93
3.4.5. Adoção de desovas.....	99
3.5. Discussão.....	100
3.6. Referências Bibliográficas.....	107
<b>CONCLUSÕES GERAIS.....</b>	<b>109</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>115</b>

## RESUMO

Requena, Gustavo S. 2008. Biologia reprodutiva do opilião *Iporangaia pustulosa* (Arachnida: Opiliones): seleção sexual e evolução do cuidado paternal. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG. 122 p.

O cuidado paternal é uma estratégia reprodutiva muito rara que, entre os aracnídeos, evoluiu apenas na ordem Opiliones. Embora seja detentora de quase metade dos eventos independentes de evolução desse comportamento entre os artrópodes, poucos trabalhos estudaram a fundo a biologia reprodutiva dessas espécies de opiliões. *Iporangaia pustulosa* é um opilião de vegetação endêmico de Mata Atlântica, cujas fêmeas abandonam seus ovos ao cuidado dos machos. Os objetivos deste trabalho foram descrever a biologia reprodutiva de *Iporangaia*, quantificar os custos e benefícios do comportamento parental e testar formalmente cada uma das previsões da hipótese de evolução do cuidado paternal via seleção sexual para essa espécie de opilião. O trabalho de campo foi realizado de julho de 2003 a janeiro de 2007, em dois transectos (de 200 m e 600 m) ao longo de um riacho no Parque Estadual Intervales, SP. Os dados foram coletados realizando-se observações naturalísticas associadas a experimentos de campo e a um estudo populacional de captura-marcação-recaptura. Os dados observacionais geraram descrições da biologia reprodutiva de *Iporangaia* e foram utilizados em análises de modelos nulos e de seleção de modelos. A atividade reprodutiva da população estudada não se restringe a uma época específica do ano, sendo encontrados indivíduos reproduzindo-se ao longo de todos os meses. O cuidado paternal é crucial para assegurar a sobrevivência dos ovos devido à defesa agressiva dos machos guardiões contra predadores. Além disso, ele parece ser desempenhado pelos machos como uma exibição para as fêmeas, aumentando sua atratividade, pois quanto mais tempo os machos permaneceram cuidando dos ovos, um maior número de ovos foi adicionado às suas desovas. O comportamento de guarda dos ovos influencia a sobrevivência dos machos, porém, ao contrário do esperado, os machos guardiões apresentaram taxas de sobrevivência mais altas quando comparados aos machos não-guardiões e às fêmeas. Se a predação é o processo responsável por essa diferença, pode-se especular que, dado que as fêmeas e os machos não-guardiões se deslocam mais do que os machos guardiões, eles estão mais expostos a predadores de emboscada que são principais inimigos naturais de opiliões na área de estudo. Finalmente, os resultados obtidos com *Iporangaia* fornecem apoio para todas as previsões da hipótese de evolução do cuidado paternal via seleção sexual, exceto pelo fato de que machos não-guardiões não guardam ovos geneticamente não relacionados a eles. *Iporangaia pustulosa* é uma das primeiras espécies de opiliões com cuidado paternal que teve sua biologia reprodutiva estudada por um longo período e as informações obtidas aqui permitem concluir que o cuidado nessa espécie apresenta custos excepcionalmente baixos em relação aos grandes benefícios para os machos guardiões.

**Palavras-chave:** Captura-marcação-recaptura, custos e benefícios, guarda de ovos, Gonyleptidae, sucesso reprodutivo.

## ABSTRACT

Requena, Gustavo S. 2008. Reproductive biology of the harvestman *Iporangaia pustulosa* (Arachnida: Opiliones): sexual selection and evolution of paternal care. MSc.thesis. UFU. Uberlândia-MG. 122 p.

Exclusive paternal care is rare reproductive strategy that and has evolved only in the order Opiliones among arachnids. Although nearly half of the independent events of evolution of this behavior in arthropods has occurred in the order Opiliones, only a few studies have investigated in detail the reproductive biology of harvestmen species. *Iporangaia pustulosa* is a harvestman endemic of the Atlantic Forest that lives on the vegetation and whose females leave their eggs under the exclusive guard of the males. The main goals of this work were to describe the reproductive biology of *Iporangaia*, to quantify the costs and benefits of paternal behavior, and to test all predictions of the hypothesis of evolution of paternal care via sexual selection using this harvestman species as model organism. The fieldwork was done between July 2003 and January 2007, in two transects (200 m and 600 m length) alongside a river that follows the Caçadinha track at the Parque Estadual Intervales, SP. Fieldwork included naturalistic observations allied to field experiments and a one year capture-mark-recapture study. The observational data generated descriptions of the reproductive biology of *Iporangaia* and were used in null models and model selection analysis. The reproductive activity of the population was not restricted to a specific season, with individuals reproducing throughout the year. Paternal care is crucial to assure offspring survival, since males aggressively defend the eggs against predators. Furthermore, egg-guarding seems to be exhibited by males as a sexual display to females, increasing males' attractiveness, since the more time males stay on their egg-batches, the more number of eggs are added to their clutches. Egg-guarding behavior affects male survival, but, contrary to what would be expected by the theory, caring males presented higher survival rates when compared to non-caring males and females. Assuming that predation is the process leading to this differences, one can speculate that, given that non-caring males and females present greater displacements than caring males, they are more exposed to ambush predators, which are the main harvestmen predators in the study area. Finally, the results support all predictions of the hypothesis of evolution of paternal care via sexual selection, except to the fact that non-caring males do not guard unrelated eggs. *Iporangaia pustulosa* is one of the few paternal species that have its reproductive biology studied for a long period and the information obtained here indicates that male care in this species presents exceptionally low costs related to the high benefits to the caring males.

**Key-words:** Capture-marking-recapture, costs and benefits, egg guarding, Gonyleptidae, reproductive success.

## INTRODUÇÃO GERAL

---

A fusão de dois gametas de tamanhos distintos, um grande e outro pequeno, está presente em virtualmente todas as plantas e animais multicelulares com reprodução sexuada, sendo este tipo de fecundação chamada de anisogâmica. Segundo Parker e colaboradores (1972), a anisogamia teria se originado a partir da isogamia por um processo evolutivo no qual os gametas menores do que a média passaram a parasitar de modo bem sucedido os gametas maiores do que a média. Assim, os dois sexos encontrados hoje em dia teriam sido produzidos por seleção disruptiva no tamanho dos gametas, sendo chamados de fêmeas aqueles indivíduos que produzem gametas grandes, imóveis e com alta quantidade de reservas energéticas, ao passo que machos seriam aqueles que produzem gametas pequenos, móveis, constituídos por pouco mais que uma porção propulsora e material genético (Parker *et al.*, 1972). Por essa razão, os gametas femininos são muito custosos energeticamente de serem produzidos, fazendo com que as fêmeas os produzam aos poucos e em pequenas quantidades, enquanto os gametas masculinos são muito baratos, sendo produzidos em grandes quantidades. Como machos, em geral, são capazes de produzir seus ejaculados gametas a uma taxa muito maior do que as fêmeas conseguem produzir os delas, a taxa reprodutiva potencial (medida como o número máximo de filhotes que o indivíduo parental pode produzir por unidade de tempo) de machos geralmente é mais alta do que a de fêmeas, gerando uma atividade sexual mais intensa neles (Clutton-Brock & Vincent, 1991).

Bateman (1948), trabalhando em laboratório com a mosca da fruta *Drosophila melanogaster*, encontrou que a variação no número de cópulas obtidas pelos machos foi muito maior que a das fêmeas. Encontrou também que o sucesso reprodutivo dos machos aumentou de maneira linear em função do número de cópulas obtidas, enquanto o sucesso reprodutivo das fêmeas não foi influenciado pelo número de cópulas. A conclusão do trabalho foi que, para aumentar seu sucesso reprodutivo, machos deveriam copular com o maior número de fêmeas, ao passo que fêmeas, por produzirem uma quantidade limitada de gametas, deveriam escolher os melhores parceiros sexuais para fecundar seus ovos. Essas idéias foram refinadas por Trivers

(1972), que propôs que diferenças no investimento parental entre os sexos teriam implicações diretas sobre a direção da seleção sexual. Dessa maneira, quando um dos sexos investe muito mais na prole do que outro, os indivíduos do sexo que investe menos iriam competir entre si para se acasalar com os membros do sexo que investe mais, que poderiam selecionar seus parceiros sexuais.

É amplamente aceito que a seleção natural favorece a evolução de comportamentos que maximizam não o sucesso reprodutivo imediato, mas sim o sucesso reprodutivo global dos indivíduos (SRG, definido como a contribuição genética de um indivíduo para as próximas gerações ao longo de toda sua vida), produto da longevidade reprodutiva do indivíduo, sua fecundidade por evento reprodutivo e a sobrevivência da prole (Brown, 1988). Em espécies semélparas, cujos indivíduos se reproduzem apenas uma vez na vida, o SRG é correspondente ao investimento no único evento reprodutivo realizado. Já em espécies que podem se reproduzir várias vezes ao longo da vida (iteropáricas), o SRG é determinado pelo sucesso cumulativo obtido na reprodução presente e em todos os eventos reprodutivos futuros. Considerando que o esforço total de um organismo ao longo de sua vida inteira é limitado e deve ser alocado como esforço somático (investimento na manutenção e crescimento do próprio indivíduo) ou como esforço reprodutivo (investimento na produção de descendentes), a reprodução apresenta um custo, uma vez que o investimento feito em uma prole atual está em conflito com investimentos reprodutivos futuros (Williams, 1966). De fato, em espécies com cuidado maternal e cujas fêmeas possuem a capacidade fisiológica de produzir novas desovas, já foi demonstrado que a guarda dos ovos de um determinado evento reprodutivo influencia negativamente a produção subsequente de ovos e, conseqüentemente, reduz o SRG dessas fêmeas (exemplos em Clutton-Brock, 1991).

Em 1977, Maynard-Smith propôs um modelo baseado na teoria dos jogos para elucidar as pressões seletivas que mantêm as diferentes estratégias de investimento parental adotadas por machos e fêmeas. De acordo com esse modelo, cada sexo deve enfrentar a decisão de desertar ou permanecer e cuidar da prole, sendo a melhor decisão para um dos sexos dependente da estratégia adotada pelo outro sexo. Além disso, fatores ecológicos e restrições fisiológicas dos indivíduos irão determinar os

custos e os benefícios da deserção ou da permanência com a prole. Uma condição ecológica contemplada pelo modelo é a probabilidade de sobrevivência da prole (i) na ausência de cuidado, (ii) no caso de cuidado por parte de apenas um indivíduo parental e (iii) no caso dos dois pais cuidarem da prole. Outra condição ecológica é a probabilidade dos machos obterem uma nova cópula caso desertem, o que deve depender da razão sexual operacional na população. O último parâmetro do modelo é a quantidade de ovos adicionais que as fêmeas são capazes de produzir caso não cuidem da prole. Sendo assim, a decisão de permanecer junto à prole após a postura dos ovos ou desertar dependeria do sucesso reprodutivo que a combinação desses parâmetros gera para cada sexo. Apesar do modelo de Maynard-Smith (1977) identificar os fatores envolvidos na *manutenção* das diversas formas de investimento parental encontrados atualmente, ele não é capaz de explicar a *evolução* do cuidado parental. Isso porque, após o surgimento e estabelecimento de uma dada estratégia reprodutiva, o comportamento e a fisiologia de machos e fêmeas, assim como o padrão de desenvolvimento dos ovos e dos juvenis, devem ter evoluído de modo a maximizar a aptidão dos indivíduos nesse novo cenário (Clutton-Brock, 1991).

Embora a estratégia reprodutiva mais comum dentre os animais seja esconder os ovos isolados ou em pequenos grupos espalhados pelo ambiente e não prover nenhum cuidado à prole, naquelas linhagens nas quais a guarda dos ovos ocorre de fato, o cuidado maternal é a estratégia mais comumente encontrada, sendo amplamente distribuída em todos os grupos animais (veja Clutton-Brock, 1991). O cuidado paternal exclusivo à prole, por outro lado, é uma estratégia extremamente rara, sendo encontrada apenas em alguns grupos de anfíbios e peixes e em poucas espécies de aves, artrópodes e poliquetos (revisões em Ridley, 1978; Tallamy, 2001). Além da competição espermática diminuir a certeza da paternidade da prole (Williams, 1975), a competição direta entre os machos pelo acesso às fêmeas e/ou a escolha das fêmeas por parceiros sexuais criam um grupo de machos na população que possuem uma probabilidade maior de fertilizar ovos (Bateman, 1948). Assim, a baixa certeza da paternidade e a grande variação no sucesso reprodutivo dos machos aumentam os custos associados ao comportamento de guarda da prole e têm sido apontadas como os principais fatores agindo contra a evolução do cuidado paternal,

justificando a raridade dessa estratégia na natureza (Kokko & Jennions, 2003).

As primeiras hipóteses para explicar a evolução do cuidado paternal eram baseadas exclusivamente na fecundação externa. Segundo Trivers (1972), a fertilização interna diminuiria a certeza da paternidade e, portanto, aumentaria o custo do cuidado parental para os machos. Além disso, a fecundação interna promoveria um atraso entre a cópula e a oviposição e dissociaria o macho de sua prole, predispondo-o à deserção. Já em espécies com fertilização externa, os machos deveriam esperar que os óvulos fossem liberados para que pudessem fertilizá-los, aumentando a certeza da paternidade dos ovos e dando às fêmeas a oportunidade de serem as primeiras a desertar (Dawkins & Carlisle, 1976). Entretanto, a certeza da paternidade *per se* não é capaz de explicar porque os machos optam pela guarda da prole, pois em muitas espécies machos que desertam conseguem um maior número de cópulas quando comparados a machos que permanecem com a prole (exemplos em Alcock, 2001). Além disso, em algumas famílias de peixes (e.g., Callichthyidae e Belontiidae), os machos constroem ninhos de espuma e liberam seus espermatozóides antes da postura das fêmeas (Hostache & Mol, 1998). Nesses casos, seria esperado que os machos desertassem primeiro, porém são exatamente eles que fornecem o cuidado. Dessa forma, a hipótese de associação da evolução do cuidado paternal com a fecundação externa, seja pela certeza da paternidade ou pela ordem de liberação dos gametas, não é apoiada por dados empíricos.

Uma das hipóteses mais robustas para explicar a evolução do cuidado paternal foi proposta por Williams (1975). Segundo essa hipótese, quando machos defendem territórios antes da cópula, eles podem ser selecionados a cuidar da prole, pois o custo adicional desse comportamento é minimizado em consequência da territorialidade. Além disso, o cuidado paternal nesse caso não necessariamente diminui a probabilidade do macho obter novas cópulas, pois várias fêmeas podem visitar seu território. Um estudo com o opilião *Zygopachylus albomarginis*, cujos machos cuidam dos ovos em ninhos de barro, encontrou que as fêmeas são atraídas para esses ninhos, que são ativamente defendidos pelos machos (Mora, 1990). Machos que defendem um ninho aumentam seu sucesso reprodutivo, pois, indiretamente, protegem os ovos contra predadores, dando apoio à hipótese da

territorialidade. Apesar de não explicar todos os casos de cuidado paternal, essa hipótese parece se aplicar também a grupos como peixes e anfíbios (Ridley, 1978).

Recentemente, Tallamy (2000; 2001) re-analisou todos os casos descritos de cuidado paternal em artrópodes e propôs uma nova hipótese para a evolução desse comportamento que, na verdade, é uma modificação da hipótese da territorialidade. Segundo a hipótese de Tallamy (2000; 2001), o comportamento paternal poderia minimizar os custos fisiológicos da guarda dos ovos pela fêmea, permitindo que elas forrassem logo após a oviposição. Além disso, o cuidado paternal poderia fornecer um sinal honesto da qualidade do macho como protetor de ovos. Sendo assim, machos que cuidam da prole seriam preferidos por fêmeas e conseguiriam um número maior de cópulas do que aqueles que não cuidam. As previsões dessa hipótese, que trata a evolução do cuidado paternal como um caráter sexualmente selecionado nos machos, são que: (a) as fêmeas seriam iteropáricas; (b) o cuidado paternal permitiria que as fêmeas forrassem logo após a oviposição; (c) as fêmeas seriam localmente abundantes; (d) haveria muitas oportunidades de cópula para os machos; (e) os machos poderiam guardar ovos de várias fêmeas; (f) os ovos aumentariam a atratividade dos machos e, (g) os machos estariam dispostos a guardar ovos geneticamente não relacionados a eles. Apesar de dados da literatura fornecerem apoio para muitas dessas previsões (TABELA 1), não existe nenhum teste formal da hipótese de evolução do cuidado paternal via seleção sexual até o momento.

Todos os casos de cuidado paternal descritos até o momento para os aracnídeos estão restritos à ordem Opiliones (TABELA 1), na qual esse comportamento evoluiu pelo menos cinco vezes independentemente (revisão em Machado & Macías-Ordóñez, 2007). Para a maioria das espécies de opiliões, os dados de campo apóiam algumas das previsões da hipótese de evolução do cuidado paternal via seleção sexual (TABELA 1), porém são necessários estudos de campo mais detalhados para compreender melhor o papel do macho na guarda dos ovos e a razão pela qual o cuidado paternal evoluiu somente entre os opiliões. Além disso, uma abordagem experimental pode fornecer um teste mais rigoroso a cada uma das previsões da teoria proposta por Tallamy (2000; 2001).

**TABELA 1.** Previsões da hipótese de evolução do cuidado paternal como caráter sexualmente selecionado nos machos (Tallamy, 2000; 2001) aplicadas a todas as espécies de artrópodes cujos machos cuidam da prole.

Taxon	Fêmeas iteropáricas	Fêmeas forrageiam após oviposição	Fêmeas localmente abundantes	Muitas oportunidades de cópulas para os machos	Machos guardam ovos de muitas fêmeas	Ovos aumentam a atratividade dos machos	Machos guardam ovos não relacionados
<b>HEXAPODA</b>							
<b>Heteroptera</b>							
BELOSTOMATIDAE <sup>1</sup>	Sim	Sim	Sim	Sim	Sim	?	?
REDUVIIDAE: <i>Rhinocoris</i> spp. <sup>1</sup>	Sim	Sim	Sim	Sim	Sim	Sim	Sim
COREIDAE: <i>Plunentis yurupucu</i> e <i>P. porosus</i> <sup>1</sup>	?	Sim	?	?	?	?	?
COREIDAE: <i>Scolopocerus uhleri</i> <sup>1</sup>	?	Sim	?	?	?	?	?
PENTATOMIDAE: <i>Lopadusa augur</i> e <i>Edessa nigropunctata</i> <sup>2</sup>	Não	Não (?)	?	?	Sim	?	?
<b>Thysanoptera</b>							
PHLAEOTHIRIPIDAE: <i>Hoplothrips</i> spp., <i>Sporothrips</i> spp. e <i>Idolothrips</i> spp. <sup>1</sup>	Sim	Sim	Sim	Sim	Sim	?	Sim
<b>DIPLOPODA</b>							
<b>Platydesmida</b>							
ANDROGNATHIDAE: <i>Brachycybe producta</i> e <i>B. rosea</i> <sup>1</sup>	Sim (?)	Sim	Sim	?	Sim (?)	?	?
<b>PYCNOGONIDA</b> <sup>1</sup>	Sim	Sim	Sim	Sim	Sim	?	?

... continua...

TABELA 1. Continuação.

ARACHNIDA							
<b>Opiliones</b>							
ASSAMIIDAE: <i>Lepchana spinipalpis</i> <sup>3</sup>	?	?	?	Sim (?)	Sim (?)	?	Sim
GONYLEPTIDAE: <i>Gonyleptes saphophilus</i> e <i>Neosadocus</i> sp. <sup>4</sup>	Sim	?	Não	Sim	Sim	?	Sim (?)
GONYLEPTIDAE: <i>Chavensicola inexpectabilis</i> e <i>Pseudopucroliia</i> sp. <sup>5</sup>	Sim	Sim	?	Sim	Sim	Sim	Sim
GONYLEPTIDAE: Caelopyginae + Progonyleptoideinae <sup>3,6</sup>	Sim	?	Não	Sim	Sim	?	?
MANAOSBIIDAE: <i>Zygopachylus albomarginis</i> <sup>7</sup>	Sim	Sim (?)	Sim	Sim	Sim	?	Não
PODOCTIDAE: <i>Leytpodoctis oviger</i> <sup>3</sup>	?	?	?	?	?	?	?
TRIAENONYCHIDAE: <i>Karamea</i> spp. e <i>Soerensenella</i> spp. <sup>8</sup>	Sim (?)	Sim (?)	?	Sim	Sim	?	?

1. Revisão em Tallamy (2001); 2. Requena *et al.* (em preparação); 3. Martens (1993); 4. Machado *et al.* (2004); 5. Nazareth & Machado (em preparação); 6. Hara *et al.* (2003); 7. Mora (1990); 8. Machado (2007).

## OBJETIVOS GERAIS

---

Embora quase metade dos eventos independentes de evolução do cuidado paternal em artrópodes tenha ocorrido na ordem Opiliones (TABELA 1), poucos trabalhos estudaram aspectos básicos sobre a biologia reprodutiva dessas espécies (no entanto, veja Mora, 1990; Machado *et al.*, 2004). Um melhor entendimento da biologia reprodutiva dessas espécies e dos custos e benefícios do comportamento de guarda dos ovos pelos machos permitiriam compreender, de maneira mais ampla, não apenas a evolução do cuidado paternal dentro da ordem Opiliones, mas também em artrópodes como um todo. Dessa maneira, o objetivo geral deste trabalho foi investigar, de maneira integrada, a história natural e a ecologia reprodutiva do opilião *Iporangaia pustulosa* Mello-Leitão (Gonyleptidae: Progonyleptoidellinae).

A espécie *I. pustulosa*, como a maioria das espécies de sua subfamília, é endêmica de Mata Atlântica, sendo sua distribuição geográfica restrita ao Vale do Ribeira, no sudeste do estado de São Paulo, com registros para os municípios de Iporanga, Guapiara e São Miguel Arcanjo (Kury, 2003). Os indivíduos dessa espécie são encontrados em atividade ao longo de todo o dia e a durante a noite, predominantemente sobre a vegetação (Hoenen & Gnaspini, 1999; FIGURA 1A). O dimorfismo sexual é pouco acentuado, caracterizando-se apenas por um intumescimento dos basitarsos do primeiro par de pernas e da metade proximal das tíbias do quarto par de pernas nos machos (Kury & Pinto-da-Rocha, 1997). Após a cópula e a oviposição, as fêmeas abandonam seus ovos aos cuidados dos machos, que cuidam de desovas contendo ovos em diversos estágios de desenvolvimento embrionário e até mesmo ninfas (FIGURA 1B).



**FIGURA 1.** Adultos do opilião *Iporangaia pustulosa*. (A) Fêmea andando na vegetação durante o dia. (B) Macho guardião (marcado) prostrado sobre sua desova cuidando da prole. Note a presença de ovos em diferentes estágios de desenvolvimento e também ninfas recém-eclodidas.

Esta dissertação está dividida em três capítulos e os objetivos específicos de cada um deles são:

(A) CAPÍTULO 1 - Apresentar informações sobre a biologia reprodutiva do opilião *Iporangaia pustulosa* e testar as seguintes hipóteses: (1) dados que as fêmeas podem forragear e produzir novos ovos logo após a oviposição, desovas da espécie devem ser encontradas ao longo de todo o ano, sem uma estação reprodutiva claramente demarcada; (2) dado o maior investimento pós-zigótico dos machos, deve haver algum grau de reversão de papéis sexuais, seja pela existência de cortejo dos machos pelas fêmeas ou por interações agressivas entre elas pelo acesso aos machos guardiões; (3) o cuidado paternal deve aumentar as chances de sobrevivência da prole, promovendo a sobrevivência de uma grande proporção dos ovos até a eclosão. Adicionalmente, procurou-se avaliar quais fatores influenciam a dinâmica de adição e remoção de ovos nas desovas usando-se uma abordagem de seleção de modelos.

(B) CAPÍTULO 2 - Investigar a existência de custos em termos de sobrevivência para os machos do opilião *I. pustulosa*. Existem apenas outros dois trabalhos que quantificaram esse tipo de custo em espécies com cuidado paternal, ambos usando baratas d'água como modelo de estudo (Gilg & Kruse, 2003; Munguía-Steyer & Macías-Ordóñez, 2007). Para avaliar a existência de custos em termos de sobrevivência para os machos, foi empregada uma abordagem de seleção de modelos, utilizando-se dados observacionais obtidos em campo, sem manipulação experimental das condições naturais dos machos.

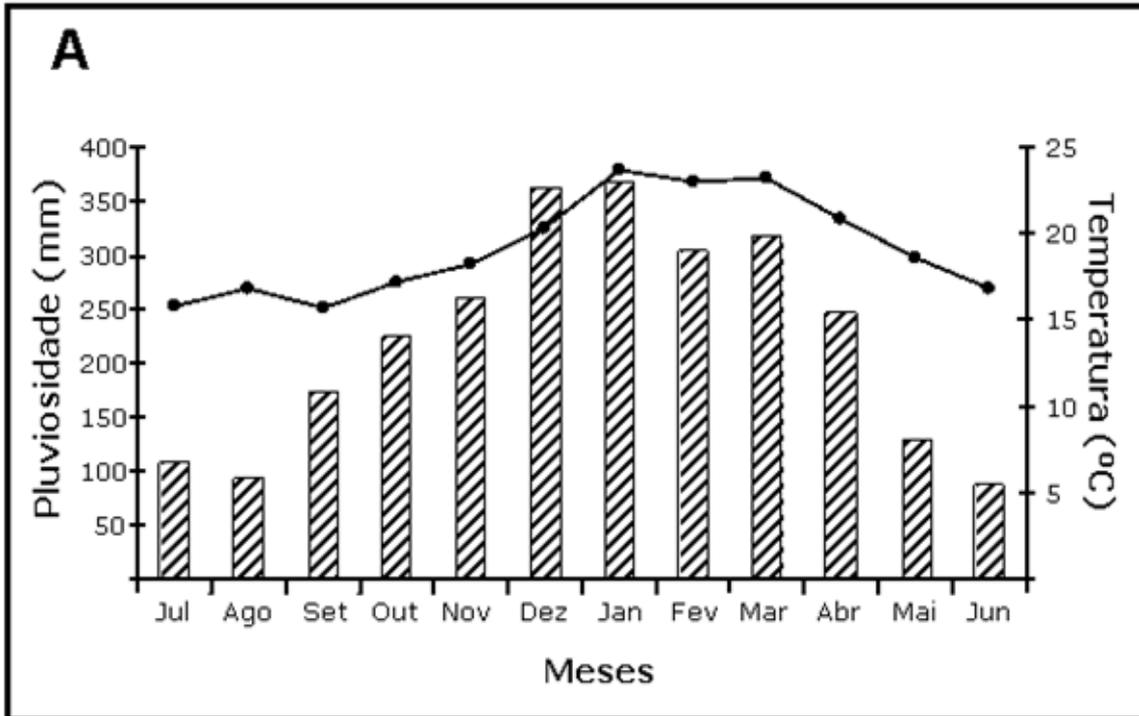
(C) CAPÍTULO 3 - Testar formalmente, pela primeira vez e com dados de campo, cada uma das previsões da hipótese de evolução do cuidado paternal via seleção sexual proposta recentemente por Tallamy (2000; 2001). Para testá-las, foram realizadas observações naturalísticas e experimentos de campo e usou-se uma abordagem de modelos nulos. Se o comportamento parental exibido pelos machos de *Iporangaia pustulosa* evoluiu de fato sob pressão de seleção sexual, espera-se a confirmação de todas as previsões da hipótese.

## ÁREA DE ESTUDO

---

Os trabalhos de campo foram realizados de julho de 2003 a janeiro de 2007 no Parque Estadual Intervales (24°14' S; 48°04' O), que se estende sobre parte dos municípios de Ribeirão Grande, Eldorado, Guapiara, Iporanga e Sete Barras, no sudeste do estado de São Paulo. A área total do parque é de 42.000 ha cobertos por Mata Atlântica primária e o clima predominante é do tipo subtropical de altitude, sem estação seca muito pronunciada. A região possui alta precipitação, com valores de 2.000 a 3.000 mm/ano, e a temperatura média anual varia entre 17 °C e 19 °C (FIGURA 2A).

Os dados observacionais foram coletados em um transecto (T1) de 200 m ao longo do riacho que acompanha a Trilha da Caçadinha (ca. 800 m de altitude), perto da Sede de Pesquisa. No trecho estudado, o riacho possui uma largura de cerca de 5 m e é margeado por vegetação abundante que encobre parcialmente o leito em alguns trechos (FIGURA 2B). As manipulações experimentais foram realizadas no mesmo riacho, porém em outro transecto (T2), distante 50 m do final do transecto T1 e que se estende por mais de 600 m rio abaixo. O estabelecimento desse segundo transecto foi realizado para não interferir nas observações e mensurações realizadas no transecto T1.



**FIGURA 2.** (A) Precipitação mensal total média (barras) e temperatura mensal média (linha) registradas no Parque Estadual Intervales, SP, durante o período de janeiro de 1998 a outubro de 2002. Dados da estação meteorológica local. (B) Vista do transecto T1 ao longo do riacho que acompanha a Trilha da Caçadinha, no Parque Estadual Intervales, SP.

## COLETA DE DADOS

---

As viagens de campo foram realizadas mensalmente em três períodos: entre julho de 2003 e julho de 2005, entre novembro de 2005 e fevereiro de 2006 e entre outubro de 2006 e janeiro de 2007. Entre 2003 a 2005, a vegetação da margem do riacho foi inspecionada três vezes ao dia (das 08:30 às 12:00 h, das 14:30 às 18:00 h e das 20:30 às 00:00 h), durante quatro dias consecutivos por mês. Em cada período de inspeção, os indivíduos adultos eram capturados utilizando-se o método de procura ativa e, para cada um deles, foi registrada a sua localização no transecto (com precisão de 1 m). Entre novembro de 2005 e janeiro de 2007, cada viagem teve uma duração mais prolongada para a realização dos experimentos e de algumas observações de longo prazo. Durante todo o estudo, os opiliões foram marcados individualmente com tinta para aeromodelismo, um procedimento utilizado previamente em outros estudos com espécies da família Gonyleptidae e que apresenta a vantagem de não afetar o comportamento dos indivíduos marcados (Machado & Oliveira, 1998), além de persistir por mais de dois anos (Gnaspini, 1996; Buzatto *et al.*, 2007). Depois de marcados, os indivíduos eram soltos no mesmo local onde foram capturados. Para cada indivíduo encontrado, foram registrados os seguintes dados: sexo, comprimento do fêmur IV direito, comprimento do escudo dorsal e se estava se alimentando ou não. Caso o indivíduo fosse encontrado se alimentando, sempre que possível, o item alimentar foi coletado e fixado em álcool 70%. Os machos foram classificados de acordo com seu estado parental como machos guardiões (aqueles que guardavam uma desova) ou machos não-guardiões (aqueles que não possuíam uma desova). O estado parental consiste em uma condição comportamental flutuante, uma vez que os machos guardiões podem se tornar machos não-guardiões quando as ninfas eclodem e dispersam, assim como os machos não-guardiões podem copular e obter uma desova, tornando-se machos guardiões. Outros métodos empregados para avaliar ou testar algum aspecto específico da biologia reprodutiva de *I. pustulosa* serão devidamente detalhados em cada um dos capítulos a seguir.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- Alcock J (2001) Animal behavior. Sinauer, Sunderland
- Bateman AJ (1948) Intra-sexual selection in *Drosophila*. Heredity 2:349-68
- Brown D (1988) Components of lifetime reproductive success. In: Clutton-Brock TH (ed) Reproductive success. University Chicago Press, Chicago, pp 439-453
- Buzatto BA, Requena GS, Martins EG, Machado G (2007) Effects of maternal care on the lifetime reproductive success of females in a neotropical harvestman. J Anim Ecol 76:937-945
- Clutton-Brock TH (1991) The evolution of parental care. Princeton University Press, New Jersey
- Clutton-Brock TH, Vincent ACJ (1991) Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. Nature 351:58-60
- Dawkins R, Carlisle TR (1976) Parental investment and mate desertion: a fallacy. Nature 262:131-133
- Gilg MR, Kruse K (2003) Reproduction decrease life span in the giant waterbug (*Belostoma flumineum*). Am Midl Nat 149:306-319
- Gnaspini P (1996) Population ecology of *Goniosoma spelaeum*, a cavernicolous harvestman from south-eastern Brazil (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). J Zool 239:417-435
- Hara MR, Gnaspini P, Machado G (2003) Male guarding behavior in the neotropical harvestman *Ampheres leucopheus* (Mello-Leitão 1922) (Opiliones, Laniatores, Gonyleptidae). J Arachnol 31:441-444
- Hoenen S, Gnaspini P (1999) Activity rhythms and behavioral characterization of two epigeal and one cavernicolous harvestmen (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). J Arachnol 27:159-164
- Hostache G, Mol JH (1998) Reproductive biology of the neotropical armored catfish *Hoplosternum littorale* (Siluriformes: Callichthyidae): a synthesis stressing the role of the floating bubble nest. Aquat Living Resour 11:173-185
- Kokko H, Jennions M (2003) It takes two to tango. Trends Ecol Evol 18:103-104
- Kury AB (2003) Annotated catalogue of the Laniatores of the New World (Arachnida, Opiliones). Rev Iber Aracnol, vol especial monográfico, 1:1-137
- Kury AB, Pinto-da-Rocha R (1997) Notes on the Brazilian harvestmen genera *Progonyleptoidellus* Piza and *Iporangaia* Mello-Leitão (Opiliones: Gonyleptidae). Revta Bras Entomol 41:109-115
- Machado G (2007) Maternal or paternal egg guarding? Revisiting parental care in triaenonychid harvestmen (Opiliones). J Arachnol 35:202-204
- Machado G, Oliveira PS (1998) Reproductive biology of the Neotropical harvestman *Goniosoma longipes* (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae): mating and oviposition behaviour, brood mortality, and parental care. J Zool 246:359-367
- Machado G, Macías-Ordóñez R (2007) Reproduction. In: Pinto-da-Rocha R, Machado G, Giribet G (eds) Harvestmen: The biology of Opiliones. Harvard University Press, Cambridge, pp 414-454

- Machado G, Requena GS, Buzatto BA, Osses F, Rossetto LM (2004) Five new cases of paternal care in harvestmen (Arachnida: Opiliones): implications for the evolution of male guarding in the Neotropical family Gonyleptidae. *Sociobiology* 44:577-598
- Martens J (1993) Further cases of paternal care in Opiliones (Arachnida). *Trop Zool* 6:97-107
- Maynard-Smith J (1977) Parental investment: a prospective analysis. *Anim Behav* 25:1-9
- Mora G (1990) Parental care in a neotropical harvestman, *Zygopachylus albomarginis* (Arachnida: Gonyleptidae). *Anim Behav* 39:582-593
- Munguía-Steyer R, Macías-Ordóñez R (2007) Is it risky to be a father? Survival assessment depending on sex and parental status in the waterbug *Abedus breviceps* (Hemiptera: Belostomatidae) using multistate modeling. *Can J Zool* 85:49-55
- Parker GA, Baker RR, Smith VGF (1972) The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *J Theor Biol* 36:529-553
- Ridley M (1978) Paternal care. *Anim Behav* 26:904-932
- Tallamy DW (2000) Sexual selection and evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Anim Behav* 60:559-567
- Tallamy DW (2001) Evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Annu Rev Entomol* 46:139-165
- Trivers RL (1972) Parental investment and sexual selection. In: Campbell B (ed) *Sexual selection and the descent of man*. Aldine Press, Chicago, pp 136-179
- Williams GC (1966) *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press, New Jersey
- Williams GC (1975) *Sex and evolution*. Princeton University Press, Princeton



## CAPÍTULO 1

**Cuidado paternal no opilião *Iporangaia pustulosa* (Arachnida: Opiliones): sazonalidade reprodutiva, reversão de papéis sexuais e benefícios do cuidado à prole**



## 1.1. RESUMO

Requena, Gustavo S. 2008. Cuidado paternal no opilião *Iporangaia pustulosa* (Arachnida: Opiliones): sazonalidade reprodutiva, reversão se papéis sexuais e benefícios do cuidado à prole. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG.

O cuidado paternal exclusivo é a forma mais rara de investimento pós-zigótico encontrada entre os animais, estando presente em apenas algumas espécies de aves, anfíbios, peixes, artrópodes e poliquetos. Neste capítulo, são apresentadas informações sobre a biologia reprodutiva do opilião *Iporangaia pustulosa*, cujos machos apresentam cuidado paternal. Mais especificamente são testadas três previsões: (1) as desovas devem ser encontradas ao longo de todo o ano, sem uma estação reprodutiva claramente demarcada, pois as fêmeas de *Iporangaia* têm mais oportunidades para forragear logo após a oviposição do que fêmeas que cuidam da prole; (2) dado o maior investimento pós-zigótico dos machos, deve haver algum grau de reversão de papéis sexuais, com fêmeas competindo por machos e machos apresentando comportamentos de seleção de parceiras; (3) o cuidado paternal deve aumentar as chances de sobrevivência da prole, promovendo a sobrevivência de uma grande proporção dos ovos até a eclosão. Os dados foram coletados no Parque Estadual Intervales, SP, sendo realizadas observações naturalísticas entre agosto de 2003 e setembro de 2004 associadas a um experimento de remoção dos machos guardiões de suas desovas no campo entre dezembro de 2006 e janeiro de 2007. Assim como o esperado, a espécie não apresenta atividade reprodutiva restrita a uma época específica do ano, apesar de apresentar uma diminuição durante a estação fria e seca, provavelmente devido à menor disponibilidade de alimento nesse período. O cuidado paternal é crucial para a sobrevivência de uma grande proporção dos ovos devido à defesa agressiva dos machos guardiões contra predadores de ovos. Porém, ao contrário do que era esperado, não se encontrou uma reversão de papéis sexuais acentuada, uma vez que o comportamento de cortejo foi realizado pelos machos. Mesmo assim, os machos não copularam com todas as fêmeas, expulsando algumas de suas desovas. Além disso, quanto mais fêmeas ativas na população, mais tempo os machos permaneceram cuidando dos ovos, o que acarreta em um maior número de ovos adicionados às suas desovas. Assim, além dos benefícios usufruídos pela prole, o cuidado paternal parece ser desempenhado pelos machos como uma exibição para as fêmeas, aumentando sua atratividade e, conseqüentemente, seu sucesso reprodutivo.

**Palavras-chave:** Cortejo, Gonyleptidae, guarda de ovos, reversão de papéis sexuais, sazonalidade reprodutiva, sucesso reprodutivo.

## 1.2. INTRODUÇÃO

O cuidado paternal exclusivo é a forma mais rara de investimento pós-zigótico encontrada entre os animais, estando presente em apenas algumas espécies de aves, anfíbios, peixes, artrópodes e poliquetos (revisão em Ridley, 1978). A grande variação no sucesso reprodutivo dos machos produzida pela anisogamia e a conseqüente competição desses indivíduos pelos gametas femininos, associada à incerteza da paternidade têm sido comumente apontadas como os principais obstáculos contra a evolução do cuidado paternal (Kokko & Jennions, 2003). Apesar disso, o comportamento de guarda da prole evoluiu em pelo menos 15 linhagens de artrópodes de maneira independente (TABELA 1). De acordo com Tallamy (2000; 2001), o cuidado paternal em artrópodes seria uma característica selecionada sexualmente pelas fêmeas e, dessa maneira, machos guardiões seriam preferidos como parceiros sexuais, obtendo uma quantidade maior de cópulas do que machos não-guardiões. Tal preferência se daria porque o cuidado paternal poderia fornecer um sinal honesto da qualidade genética do macho e/ou da sua qualidade como protetor de ovos. Além disso, o cuidado paternal também permitiria às fêmeas forragear logo após a oviposição e, conseqüentemente, produzir mais ovos.

A possibilidade das fêmeas poderem continuar forrageando ao invés de terem que cuidar da prole só é vantajosa se elas forem capazes de produzir ovos adicionais após a oviposição (Maynard-Smith, 1982; Tallamy & Brown, 1999). Para a maioria das espécies com cuidado paternal, as fêmeas maturam seus ovos aos poucos no trato reprodutivo, podendo se reproduzir várias vezes ao longo da vida (TABELA 1). Assim, por apresentarem essa característica fisiológica completamente diferente da maioria das espécies com cuidado maternal, as fêmeas das espécies com cuidado paternal devem ser capazes de produzir ovos e se reproduzir continuamente. Entretanto, como a freqüência de oviposição depende da quantidade de energia que é consumida e convertida em ovos (Bradley, 1984; Kreiter & Wise, 2001), a produção de ovos nas espécies com cuidado paternal deve ocorrer mais rapidamente quando há mais alimento disponível. Na região Tropical, o período de maior disponibilidade de alimento geralmente ocorre durante a estação quente e úmida (Wolda, 1988).

Além de interferir no forrageamento das fêmeas, aumentando a fecundidade desses indivíduos, o cuidado paternal também pode aumentar a sobrevivência da prole sem que elas tenham que se envolver em atividades de cuidado (Tallamy, 2000; 2001). Esse aumento na sobrevivência da prole promovido pode ser resultante do abrandamento das adversidades micro-climáticas enfrentadas pela prole (como a exposição à dessecação, à baixa oxigenação ou a níveis desfavoráveis de salinidade), do fornecimento de água e alimento para os juvenis, assim como da proteção dos ovos contra predadores, contra parasitóides e contra o ataque de fungos (exemplos em Clutton-Brock, 1991). Para várias espécies de baratas d'água (Belostomatidae) sabe-se que o comportamento de hidratação ou de aeração dos ovos realizado pelos machos guardiões é crucial para a sobrevivência da prole (veja Smith, 1997). Entretanto, apenas um estudo, que usou o opilião *Zygopachylus albomarginis* como modelo de estudo, testou experimentalmente a eficiência do cuidado paternal contra inimigos naturais (Mora, 1990). Nessa espécie, machos guardiões são eficientes tanto na proteção dos ovos contra predadores quanto na remoção de fungos patogênicos, que atacaram 30% das desovas cujos machos foram experimentalmente removidos.

As atividades de cuidado à prole exibidas pelas espécies com cuidado paternal fazem com que os machos apresentem maior investimento pós-zigótico na prole do que as fêmeas. Espera-se, portanto, encontrar algum grau de reversão de papéis sexuais, com fêmeas competindo por machos e machos apresentando comportamentos de seleção de parceiras (Trivers, 1972). Entre as espécies de artrópodes com cuidado paternal, esse tipo de reversão de papéis sexuais já foi demonstrado para o opilião *Z. albomarginis*, cujos machos cuidam dos ovos em ninhos de barro construídos por eles sobre troncos caídos (Mora, 1990). As fêmeas cortejam ativamente os machos guardiões e podem se envolver em interações agressivas com outras fêmeas próximas ao sítio de oviposição. Entretanto, a reversão de papéis sexuais não ocorre em um grau tão extremo, como em algumas espécies de jaçanã (Jenni & Collier, 1972), pois as fêmeas também selecionam seus parceiros, copulando apenas com machos que detêm a posse de um ninho (Mora, 1990). Aparentemente, o cortejo feminino, além de fornecer pistas sobre a qualidade das

fêmeas para os machos, também proporciona a oportunidade para que elas avaliem a qualidade do sítio de oviposição e do parceiro sexual.

A ordem Opiliones é detentora de uma grande diversidade de formas de investimento parental (revisão em Machado & Macías-Ordóñez, 2007). Quase metade dos casos de evolução independente do cuidado paternal entre os artrópodes ocorreu entre os opiliões (TABELA 1). Conhecer melhor a biologia reprodutiva das espécies do grupo permitirá compreender melhor a evolução do cuidado paternal, tanto dentro da ordem quanto em artrópodes como um todo. Neste capítulo são apresentadas informações sobre o padrão sazonal de oviposição exibido pelas fêmeas, os comportamentos de cortejo e cópula, os principais inimigos naturais de ovos e a eficiência do cuidado paternal no opilião *Iporangaia pustulosa*. A seguir são apresentadas as perguntas e previsões testadas no trabalho. (1) Como as desovas de *Iporangaia* se distribuem ao longo do ano? Como as fêmeas de espécies com cuidado paternal se alimentam a uma taxa mais alta do que fêmeas que cuidam da prole, as fêmeas de *Iporangaia* devem produzir ovos continuamente e, ao contrário das espécies com cuidado maternal que apresentam uma marcada estação reprodutiva, as desovas devem ser encontradas ao longo de todo o ano, sem uma estação reprodutiva claramente demarcada. (2) Existe alguma reversão de papéis sexuais na espécie? Dado o maior investimento pós-zigótico dos machos, espera-se algum grau de reversão de papéis sexuais, seja pela existência de cortejo dos machos pelas fêmeas ou por interações agressivas entre elas pelo acesso aos machos guardiões. (3) A sobrevivência dos ovos é influenciada pela presença do macho cuidando da desova? O cuidado paternal deve aumentar as chances de sobrevivência de uma grande proporção dos ovos até a eclosão. (4) Quais fatores influenciam a dinâmica de adição e predação de ovos nas desovas? Para avaliar esta questão foi empregada uma abordagem de seleção de modelos. Uma lista de possíveis modelos foi construída, considerando diversos fatores que possam influenciar positivamente e negativamente o número de ovos nas desovas, cada modelo com uma hipótese diferente. Os modelos alternativos foram comparados e o melhor deles foi selecionado baseado na versão não enviesada do Critério de Informação de Akaike (Akaike Information Criterion – AIC<sub>c</sub>).

## **1.3. MATERIAL E MÉTODOS**

### **1.3.1. Observações comportamentais**

Durante as viagens mensais entre agosto de 2003 e julho de 2004, todas as desovas encontradas do transecto T1 de 200 m foram identificadas e vistoriadas durante 1 min em intervalos regulares de 2 h, a cada turno de procura. Em cada vistoria foi registrada a presença ou ausência do macho guardião próximo a sua desova, o que permitiu o cálculo da proporção do tempo que o macho passava cuidando de sua respectiva desova (daqui em diante referida como “frequência de cuidado”). Em cada período dos dias de vistoria (manhã, tarde e noite) foram registradas as medidas de temperatura e umidade locais, medidas no transecto, e a média desses valores para cada viagem, assim como a quantidade de fêmeas capturadas no transecto em cada mês, foram utilizadas como variáveis preditoras para explicar a frequência de cuidado média mensal, por meio de uma análise de regressão linear múltipla. Uma outra regressão linear múltipla foi realizada para relacionar a quantidade mensal de desovas novas com as seguintes variáveis preditoras: quantidade de fêmeas capturadas em cada mês, temperatura média e precipitação total em cada um dos meses amostrados (ambas as variáveis climáticas obtidas na estação meteorológica localizada no próprio Parque Estadual Intervales) (Sokal & Rohlf, 1969). O uso apenas das desovas novas, ou seja, aquelas que surgiram somente no mês amostrado e que não existiam no mês anterior, deve-se ao fato de que são elas que supostamente estão respondendo às variáveis climáticas e a quantidade de fêmeas medidas a cada mês.

Todas as desovas encontradas no transecto foram fotografadas em duas ocasiões: na primeira vez que se encontrou a desova durante a viagem e no último período de vistoria da mesma viagem. Essas fotos foram usadas para a contagem do número de ovos nos dois momentos e permitiram o acompanhamento da dinâmica de adição e redução de ovos na desova ao longo do tempo (veja item 1.3.2. abaixo). Muitas desovas apresentaram ovos em diferentes estágios de desenvolvimento embrionário, assim como espaços vazios entre os ovos e a presença de algumas ninfas, que dispersam após eclodirem (veja item 1.4.2 em RESULTADOS). Esses ovos

em diferentes estágios provavelmente são provenientes de diferentes eventos de oviposição ocorridos continuamente na mesma desova (Machado *et al.*, 2004), o que aumenta o seu tempo de duração (veja item 1.4.3 em RESULTADOS). Assim, a mesma desova podia ser encontrada em mais de uma viagem e, para todas as análises a seguir, foram considerados somente os valores máximos de ovos e de eventos de oviposição. Caso uma desova sofresse redução em seu número de ovos (devido à predação de ovos ou eclosão de ninfas) e, em seguida, adição de ovos (devido a novas oviposições), o número máximo era calculado como o maior observado antes da oviposição, acrescido do número de ovos adicionados. Além disso, foram desconsideradas das análises desovas com espaços vazios entre os ovos (produzidos pela eclosão das ninfas) por não ser possível determinar com precisão o número total de ovos. A contagem dos ovos foi realizada separadamente para cada um dos estágios, reconhecíveis facilmente em campo por características tanto de coloração quanto de tamanho dos ovos (Machado *et al.*, 2004). Foram usados quatro estágios definidos como:

- Estágio 1: correspondente a ovos recém postos, completamente brancos e que ainda não absorveram água do ambiente;
- Estágio 2: ovos ainda brancos, porém maiores do que os de primeiro estágio (devido à absorção de água), sendo possível observar o início da formação dos apêndices;
- Estágio 3: ovos de coloração marrom, do mesmo tamanho daqueles de segundo estágio e apresentando ocelos visivelmente formados;
- Estágio 4: ovos quase inteiramente pretos, cujas ninfas estão prestes a eclodir, durando, este estágio.

Apesar das fêmeas de *I. pustulosa* poderem colocar, no máximo, 48 ovos em uma oviposição (veja item 3.4.1 no CAPÍTULO 3), algumas desovas possuíam aproximadamente 120 ovos em um mesmo estágio de desenvolvimento embrionário. Nesses casos, é razoável considerar que diversas fêmeas tenham depositado seus ovos na mesma desova com intervalos de tempo muito curtos entre os diferentes eventos de oviposição e, portanto, a diferenciação dos estágios não pôde ser realizada de forma adequada. Considerar todos os ovos como provenientes de uma

mesma fêmea forneceria uma sub-estimativa do número de cópulas de um dado macho e, para reduzir esse erro e refinar esses dados, quando uma desova possuía mais de 48 ovos em um mesmo estágio de desenvolvimento embrionário, o número total de ovos nesse estágio era dividido pela fecundidade máxima das fêmeas. Dessa maneira, foi possível obter uma estimativa do número de cópulas obtidas por cada macho para, em seguida, utilizá-la em uma correlação de Spearman com o número total de ovos em cada desova.

O tamanho dos machos pode influenciar a decisão das fêmeas em copular ou não com eles, uma vez que pode determinar a capacidade desses machos defenderem recursos reprodutivos e/ou a prole. Assim, as medidas de tamanho dos machos (comprimento do escudo dorsal e do fêmur da perna IV direita) foram comparadas entre os indivíduos com e sem desovas através de um teste t para medidas independentes. Dentre os machos guardiões, o tamanho dos indivíduos que tiveram apenas uma desova ao longo do período de estudo também foi comparado com o tamanho dos machos guardiões que foram encontrados guardando mais de uma desova em ocasiões diferentes. Para isso também foi utilizado um teste t para medidas independentes. Por fim, foram realizadas correlações de Spearman entre as medidas de tamanho dos machos guardiões e o número de ovos de suas desovas. Se o tamanho dos machos é uma característica selecionada pelas fêmeas, seria esperado que: (1) apenas os machos a partir de um determinado tamanho guardassem ovos; (2) os machos maiores fossem encontrados como guardiões mais de uma vez ao longo do período de estudo; e (3) o tamanho da desova estivesse relacionado positivamente com o tamanho dos machos guardiões.

### **1.3.2. Dinâmica de adição e predação de ovos nas desovas**

A variação no número de ovos nas desovas pode ser influenciada: (a) positivamente pelo tamanho do macho guardião, pelo seu esforço em cuidar da prole e pelo tamanho inicial da desova, que são indicativos da qualidade do cuidador; (b) positivamente pela densidade de fêmeas, que é um indicativo da quantidade de ovos disponíveis na população; (c) positivamente pela qualidade do sítio de oviposição e (d) negativamente pela densidade de machos guardiões, que é um indicativo de

competição intra-sexual. Com os dados obtidos com as fotografias, foi calculada a variação na quantidade de ovos das desovas no intervalo de quatro dias de cada uma das viagens, entre agosto de 2003 e julho de 2004. Essa variação foi dada como a quantidade de ovos de uma desova no último dia da viagem menos a quantidade de ovos dessa desova no primeiro dia da viagem. A variação pode ser positiva (devido a eventos de oviposição subseqüentes), negativa (devido à predação) ou nula. Em seguida, foi construída uma lista de modelos, incorporando cada uma das variáveis preditoras, assim como também todas as combinações possíveis entre elas. As variáveis preditoras incorporadas nos modelos foram: (a) o comprimento do fêmur IV dos machos guardiões; (b) a frequência de cuidado do macho guardião; (c) o número inicial de ovos na desova focal; (d) a quantidade de fêmeas capturadas no transecto em cada mês; (e) a qualidade da planta hospedeira (veja item 1.3.3. abaixo); e (f) a densidade de machos competidores, determinada como a quantidade de outros machos guardiões com desovas estabelecidas em um raio de 3 m ao redor da desova focal. Em seguida, a versão não enviesada do Critério de Informação de Akaike (Akaike Information Criterion -  $AIC_c$ ) (Anderson & Burnham, 1999) foi calculada para cada modelo como:

$$AIC_c = -2(\ln L) + 2k \left( \frac{n}{n - k - 1} \right),$$

onde  $\ln L$  é o logaritmo natural da função de verossimilhança avaliada na estimativa de verossimilhança máxima para um dado modelo,  $k$  é o número de parâmetros do modelo e  $n$  é o tamanho da amostra (Burnham & Anderson, 2002; Johnson & Omland, 2004). O índice  $AIC_c$  foi utilizado para ordenar todos os modelos e o modelo com menor valor de  $AIC_c$  foi selecionado como o modelo mais parcimonioso, contemplando as variáveis preditoras que melhor explicam a variação observada na quantidade de ovos de cada desova.

### 1.3.3. Qualidade dos sítios de oviposição

Durante o mês de setembro de 2004 foi realizado um levantamento de todas as espécies de plantas que foram efetivamente utilizadas como sítio de oviposição (daqui para frente chamadas de “plantas hospedeiras”) no transecto T1 entre agosto

de 2003 e julho de 2004. Em seguida, foi realizada uma amostragem da disponibilidade relativa das plantas hospedeiras, quantificando-se o número de indivíduos de cada uma delas no transecto. No total, 47 espécies de plantas pertencentes a 19 famílias foram utilizadas como sítio de oviposição (APÊNDICE). Com os dados de disponibilidade e de utilização das plantas hospedeiras, elaborou-se um índice de qualidade do sítio de oviposição, calculado como a diferença entre a proporção de indivíduos da espécie X utilizados pelas fêmeas como sítio de oviposição menos a proporção de indivíduos da espécie X disponível no transecto. Valores positivos indicam que a planta hospedeira foi utilizada em uma proporção maior do que estava disponível no ambiente amostrado e, portanto, deve consistir em um sítio de boa qualidade. Valores negativos indicam que a planta hospedeira foi utilizada em uma proporção menor do que estava disponível no ambiente e, portanto, deve consistir em um sítio de qualidade inferior.

#### **1.3.4. Manipulação experimental**

Para avaliar o efeito do macho guardião na sobrevivência dos ovos de sua desova, foi realizado um experimento de campo com duração de 13 dias no transecto T2 durante os meses de dezembro de 2006 e janeiro de 2007. Dezesesseis machos guardiões foram removidos de suas desovas (“grupo tratamento”) e outros 12 machos guardiões marcados individualmente continuaram sobre suas desovas, realizando suas atividades parentais normalmente (“grupo controle”). A quantidade inicial de ovos nas desovas “tratamento” não foi estatisticamente diferente da quantidade inicial de ovos nas desovas “controle” ( $t = 0,730$ ; g.l. = 26;  $p = 0,472$ ). As desovas experimentais foram vistoriadas uma vez por dia, sendo fotografadas em intervalos de dois dias. Essas vistorias foram realizadas com o objetivo de registrar os predadores de ovos, fotografando-os para posterior identificação, sem perturbar o evento de predação. O número de ovos antes e depois da manipulação experimental nos dois grupos foi comparado utilizando uma ANOVA de medidas repetidas. Ovos adicionados nas desovas do grupo controle não foram considerados nessa análise. Após os 13 dias de experimento, os machos do grupo tratamento foram soltos no local de suas respectivas desovas.

## 1.4. RESULTADOS

### 1.4.1. Sazonalidade reprodutiva

De julho de 2003 a maio de 2005, foram encontradas 378 desovas de *Iporangaia pustulosa*, distribuídas tanto na estação fria e seca (de maio a setembro) quanto na estação quente e úmida (de outubro a abril). A atividade reprodutiva não cessou em nenhuma época do ano, embora seja possível perceber claramente dois picos de atividade reprodutiva: um entre fevereiro e maio de 2004 e outro entre setembro e dezembro de 2004 (FIGURA 1.1). A quantidade de desovas novas encontrada a cada mês não pôde ser explicada por nenhuma das variáveis ambientais nem pela densidade de fêmeas no transecto durante o período amostrado (TABELA 1.1).

**TABELA 1.1:** Resultado das regressões lineares múltiplas para explicar a quantidade de desovas de *Iporangaia pustulosa* e a variação na frequência de cuidado exibida pelos machos guardiões ao longo dos meses de estudo.

	Graus de liberdade	Quadrados-múltiplos	F	p
<b>Quantidade de desovas novas</b>				
Temperatura média mensal	1	35,627	0,448	0,522
Precipitação total mensal	1	4,804	0,060	0,812
Quantidade de fêmeas	1	8,255	0,104	0,756
Erro	8	79,529		
<b>Frequência de cuidado</b>				
Temperatura média local	1	21,993	0,175	0,686
Umidade média local	1	43,773	0,349	0,571
Quantidade de fêmeas	1	1039,104	8,290	0,02
Erro	8	125,334		

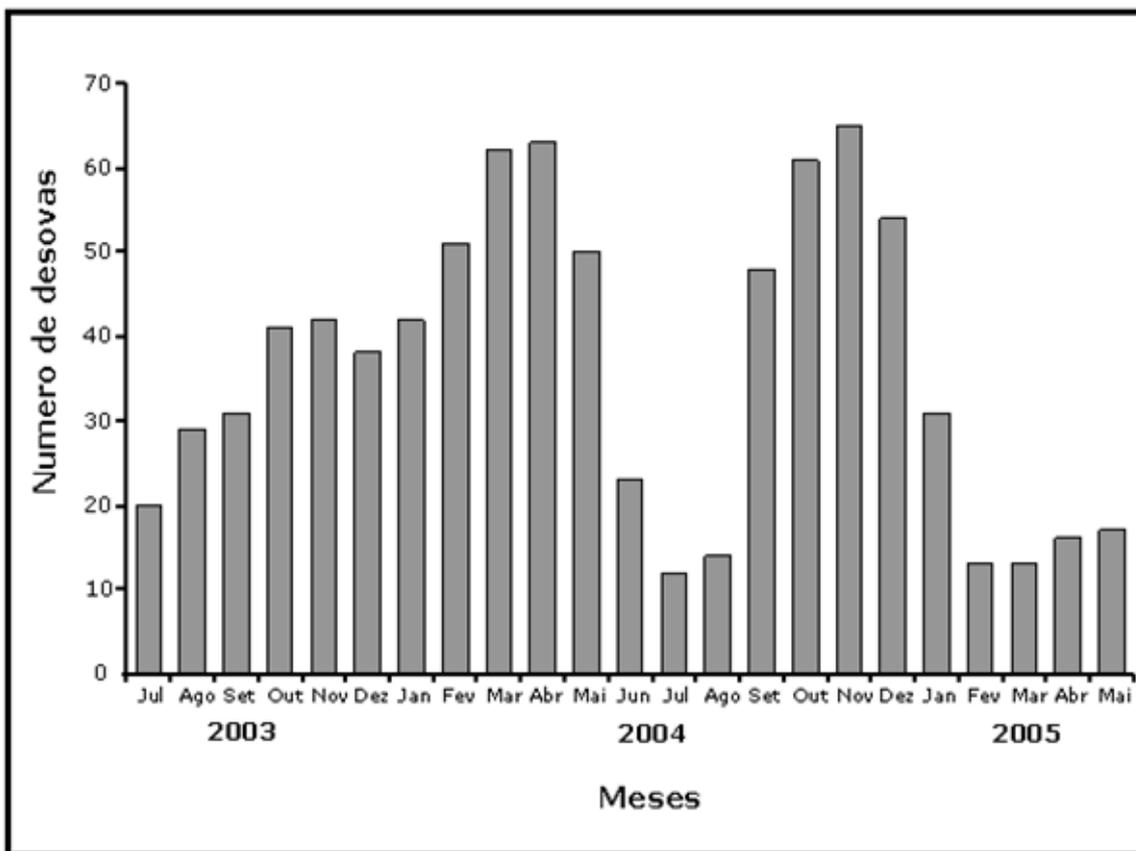


FIGURA 1.1. Distribuição das desovas do opilião *Iporangaia pustulosa* ao longo do período de estudo no Parque Estadual Intervales, SP.

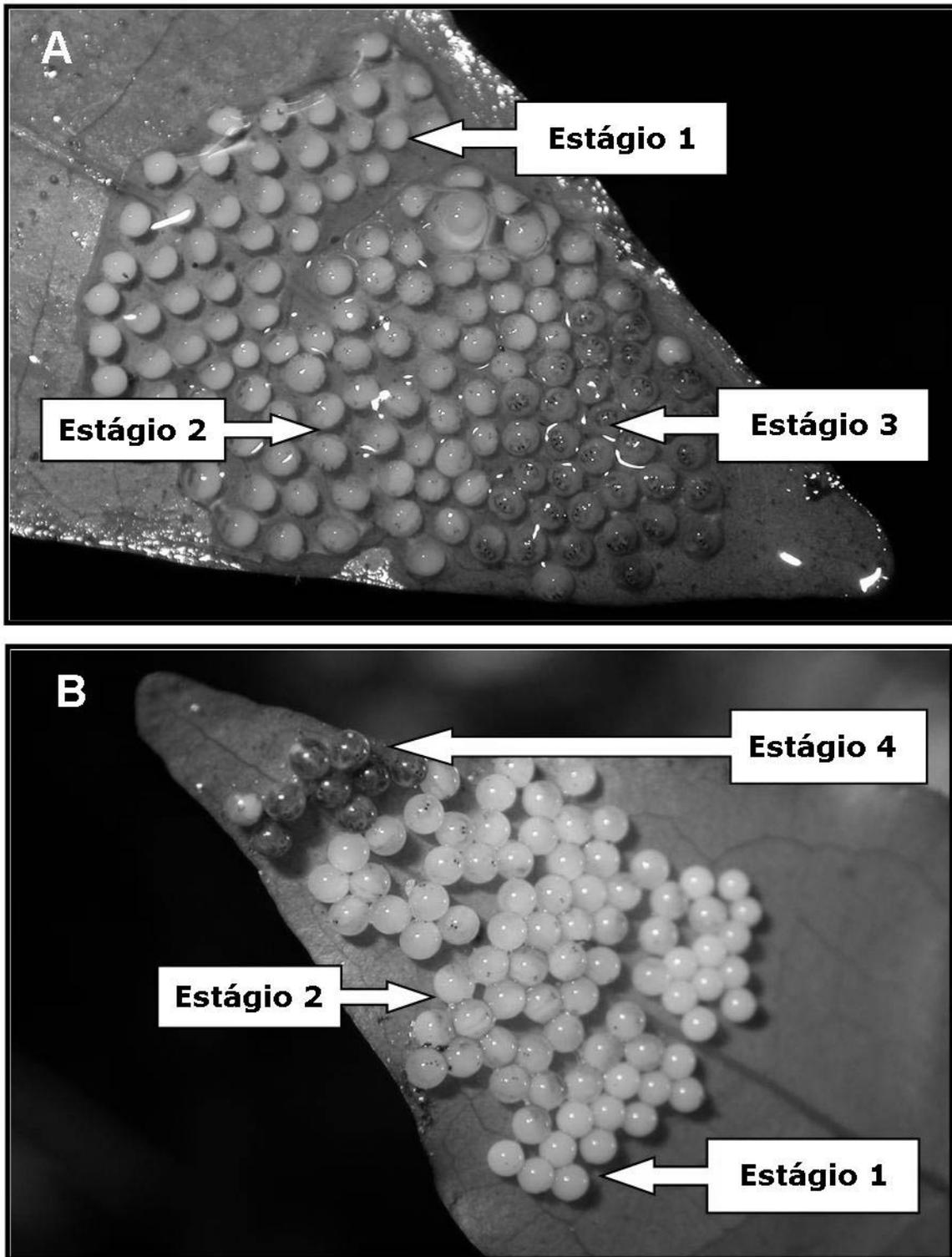
#### 1.4.2. Cortejo, cópula e oviposição

Todas as interações entre machos e fêmeas foram observadas sobre as desovas guardadas pelos machos ou na própria folha onde essas desovas se localizavam (n = 23). Quando uma fêmea se aproxima da desova de um macho guardião, ele vai a seu encontro frontalmente e ambos os indivíduos utilizam seu segundo par de pernas para tocar o corpo e as pernas do parceiro. Sete vezes machos guardiões foram vistos repelindo fêmeas que se aproximavam das suas desovas e, em um desses casos, a fêmea claramente portava ovos. Nos casos em que a fêmea não é repelida, o macho a segura de duas maneiras: (a) pelos pedipalpos, utilizando seus próprios pedipalpos e (b) por alguma das pernas, utilizando seu segundo par de pernas. Em seguida, o macho esfrega seu primeiro par de pernas no primeiro par de pernas da fêmea e o casal se aproxima, levantando a parte anterior de seus corpos. Nessa posição, o macho everte seu pênis e penetra o orifício genital da fêmea, comportamento que

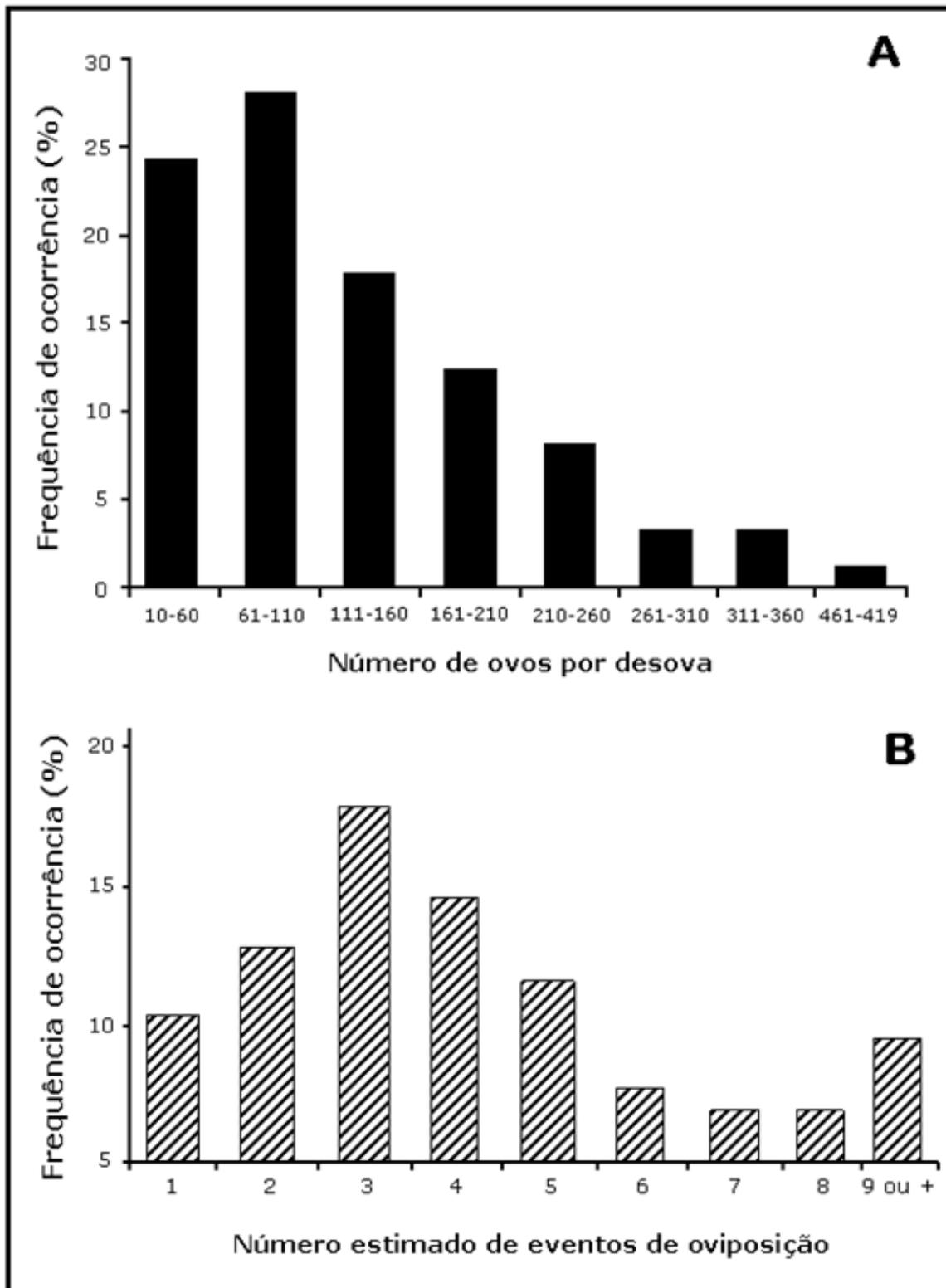
pode durar até 175 s ( $n = 5$ ). Durante a intromissão do pênis, o macho continua segurando a parceira com os pedipalpos e o segundo par de pernas, e tocando o primeiro par de pernas dela, porém os toques são bem mais frequentes do que antes de inserir o pênis. Em três ocasiões, o macho retirou o pênis de dentro da fêmea e o casal permaneceu imóvel por até 130 s para, logo em seguida, voltar a copular.

Imediatamente após a cópula, a fêmea everte seu ovipositor e o manipula com suas quelíceras. Inicia-se a oviposição, que dura entre 240 e 480 s por ovo ( $n = 4$ ). Durante essa fase, a fêmea toca constantemente a desova pré-existente com seu segundo par de pernas e o macho apenas a segura pelas pernas II, tocando-a lentamente com o primeiro par de pernas. As fêmeas depositam seus ovos exclusivamente sobre a face abaxial de folhas da vegetação, às margens de riachos de interior da mata. Elas se aproximam do sítio de oviposição e aderem seus ovos a ele, começando pelo ápice foliar e se dirigindo para o pecíolo (FIGURA 1.2). Existe uma forte correlação positiva entre a disponibilidade das espécies de plantas hospedeiras na área de estudo e a sua respectiva utilização como sítio de oviposição ( $r_s = 0,658$ ;  $p < 0,001$ ;  $n = 47$ ). Esse resultado sugere que a utilização de plantas hospedeiras pelas fêmeas de *I. pustulosa* segue a abundância dessas plantas no ambiente e que não há um padrão claro de preferência por uma ou outra espécie. Após a oviposição, a fêmea recolhe seu ovipositor e abandona a desova aos cuidados do macho guardião.

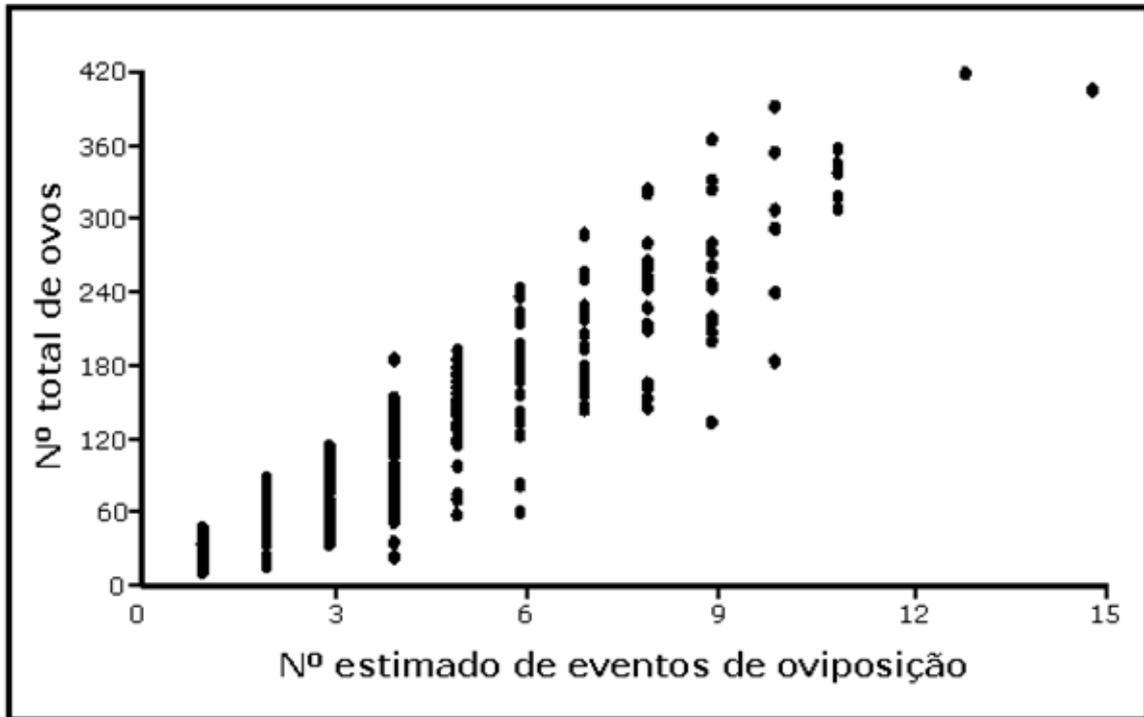
A mediana do número de ovos por desova foi de 101 (mín. = 10; máx. = 419 ovos;  $n = 284$  desovas) e a grande maioria das desovas possuía entre 10 e 160 ovos (FIGURA 1.3A). As desovas podem apresentar ovos em diferentes estágios de desenvolvimento embrionário, provenientes de diferentes eventos de oviposição (FIGURA 1.2). Cerca de 10% das desovas possuíam ovos provenientes de apenas um evento de oviposição (FIGURA 1.3B). Entretanto, a maioria das desovas (66%) possuía ovos provenientes de dois a seis eventos, e 24% apresentavam ovos provenientes de sete ou mais eventos, sendo encontradas desovas com até 15 diferentes oviposições (FIGURA 1.3B). O número total de ovos nas desovas está positivamente relacionado com o número de eventos de oviposição ( $r_s = 0,908$ ;  $n = 284$ ;  $p < 0,001$ ; FIGURA 1.4).



**FIGURA 1.2.** Desovas do opilião *Iporangaia pustulosa* contendo ovos em vários estágios de desenvolvimento embrionário e colocados do ápice da folha (ovos escuros) em direção ao pecíolo (ovos mais claros). Veja texto para definição dos estágios. As desovas podem possuir uma grande quantidade de muco (A) ou esse muco pode não existir (B).

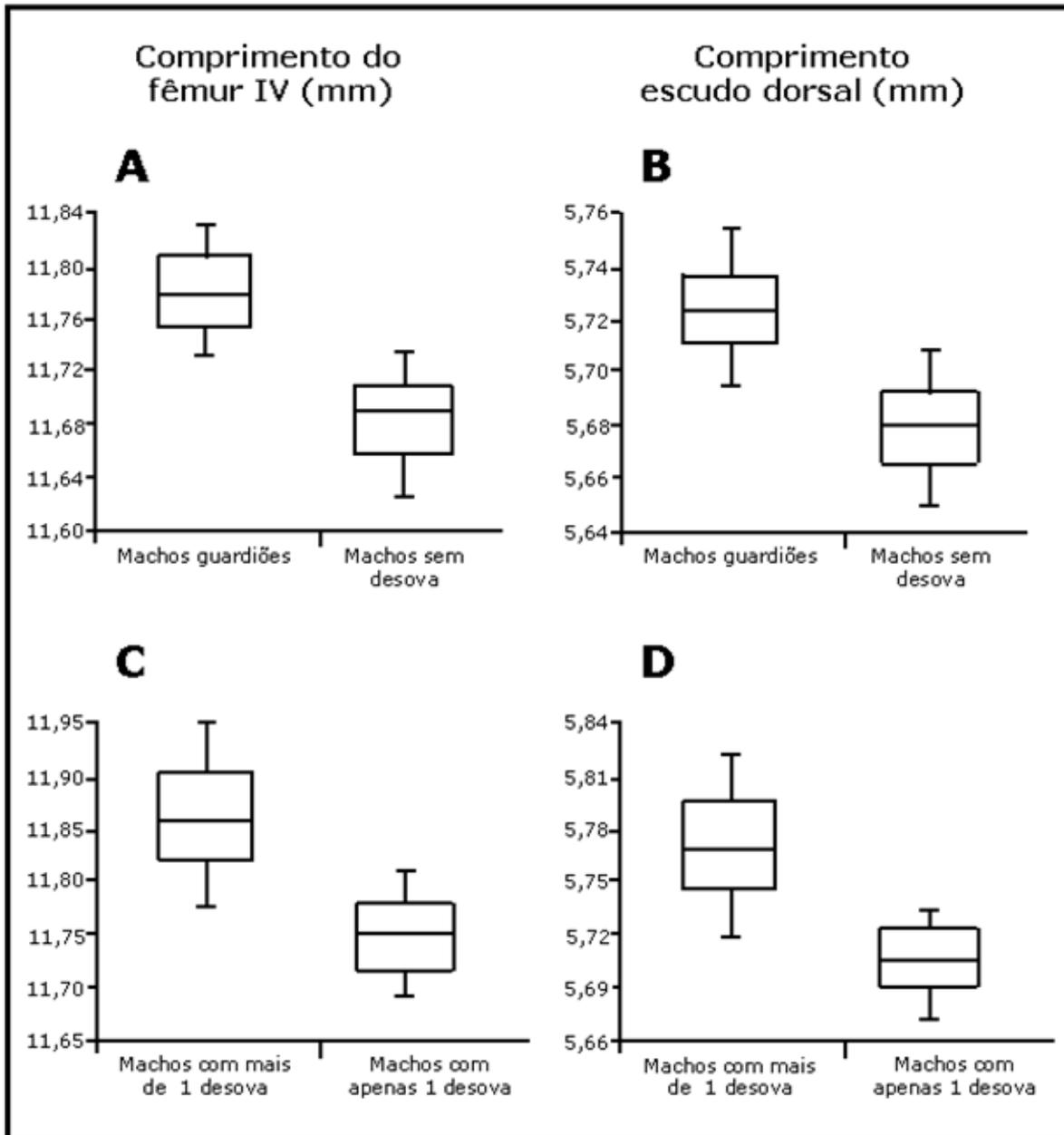


**FIGURA 1.3.** Frequência do número total de ovos por desova do opilião *Iporangaia pustulosa* (A), e frequência de desovas com ovos provenientes de diversos eventos de oviposição (B).



**FIGURA 1.4.** Correlação entre a quantidade de eventos de oviposição (estimada a partir da quantidade de diferentes estágios de desenvolvimento embrionário) e o número total de ovos nas desovas do opilião *Iporangaia pustulosa*.

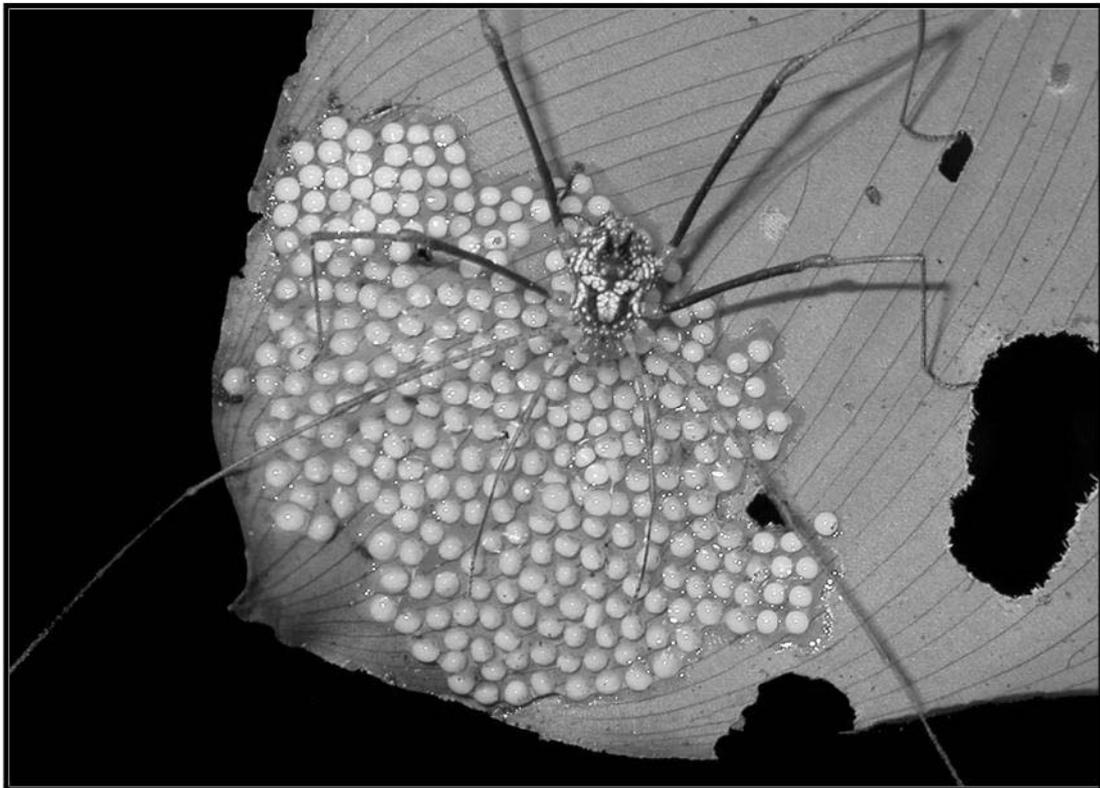
Machos guardiões são significativamente maiores do que machos que nunca foram observados com desovas, tanto na medida de comprimento do fêmur IV ( $t = 2,627$ ; g.l. = 512;  $p < 0,01$ ; FIGURA 1.5A) quanto na de comprimento do escudo dorsal ( $t = 2,192$ ; g.l. = 512;  $p = 0,029$ ; FIGURA 1.5B). Dentre os machos guardiões, aqueles que foram encontrados cuidando de duas ou mais desovas também são maiores do que machos guardiões que foram vistos cuidando de apenas uma desova, tanto na medida de comprimento do fêmur IV ( $t = 2,055$ ; g.l. = 246;  $p = 0,041$ ; FIGURA 1.5C) quanto na medida de comprimento do escudo dorsal ( $t = 2,049$ ; g.l. = 246;  $p = 0,041$ ; FIGURA 1.5D). Não houve correlação entre o número de ovos por desova e o tamanho dos machos guardiões, considerando tanto o comprimento do fêmur IV ( $r_s = -0,051$ ;  $n = 220$ ;  $p = 0,448$ ) quanto o escudo dorsal ( $r_s = 0,102$ ;  $n = 220$ ;  $p = 0,133$ ). Também não houve correlação entre o número de fêmeas com as quais os machos guardiões copularam e o tamanho desses machos, considerando tanto o comprimento do fêmur IV ( $r_s = -0,005$ ;  $n = 220$ ;  $p = 0,460$ ) quanto o escudo dorsal ( $r_s = 0,008$ ;  $n = 220$ ;  $p = 0,223$ ).



**FIGURA 1.5.** A e B: comparação entre o tamanho de machos de *Iporangaia pustulosa* que guardaram pelo menos uma desova ( $n = 248$  machos) e aqueles que não cuidaram de nenhuma desova ( $n = 266$  machos). C e D: comparação entre aqueles machos que iniciaram uma desova apenas uma vez ( $n = 177$  machos) e aqueles que iniciaram mais de uma desova ( $n = 71$  machos). A linha horizontal representa a média, a caixa representa o desvio-padrão e a linha vertical representa  $1,96DP$ .

### 1.4.3. Atividade dos machos guardiões

Todas as desovas encontradas foram vistas, pelo menos uma vez, guardadas por um macho, que pode permanecer prostrado na face abaxial da folha próximo à desova (FIGURA 1B) ou parado com todas as pernas completamente distendidas, sobre os ovos (FIGURA 1.6) ou na superfície adaxial da folha que contém a desova. Devido à assincronia entre os diferentes eventos de oviposição, em algumas desovas foram encontrados ovos em estágios iniciais de desenvolvimento embrionário juntamente com ninfas recém eclodidas (FIGURA 1B). As ninfas permanecem sob a guarda do macho por apenas alguns dias (no máximo uma semana) e, logo em seguida, dispersam. As ninfas não são capazes de predação de ovos na desova e o macho guardião não interage agressivamente com elas nem as provê alimento. Devido à contínua adição de ovos às desovas, o cuidado paternal pode se estender por até quatro meses, sendo o intervalo de uma viagem à seguinte o valor mediano de viagens consecutivas em que os machos guardiões foram encontrados guardando suas desovas (mín. = 1; máx. = 5 viagens consecutivas; n = 358 desovas).

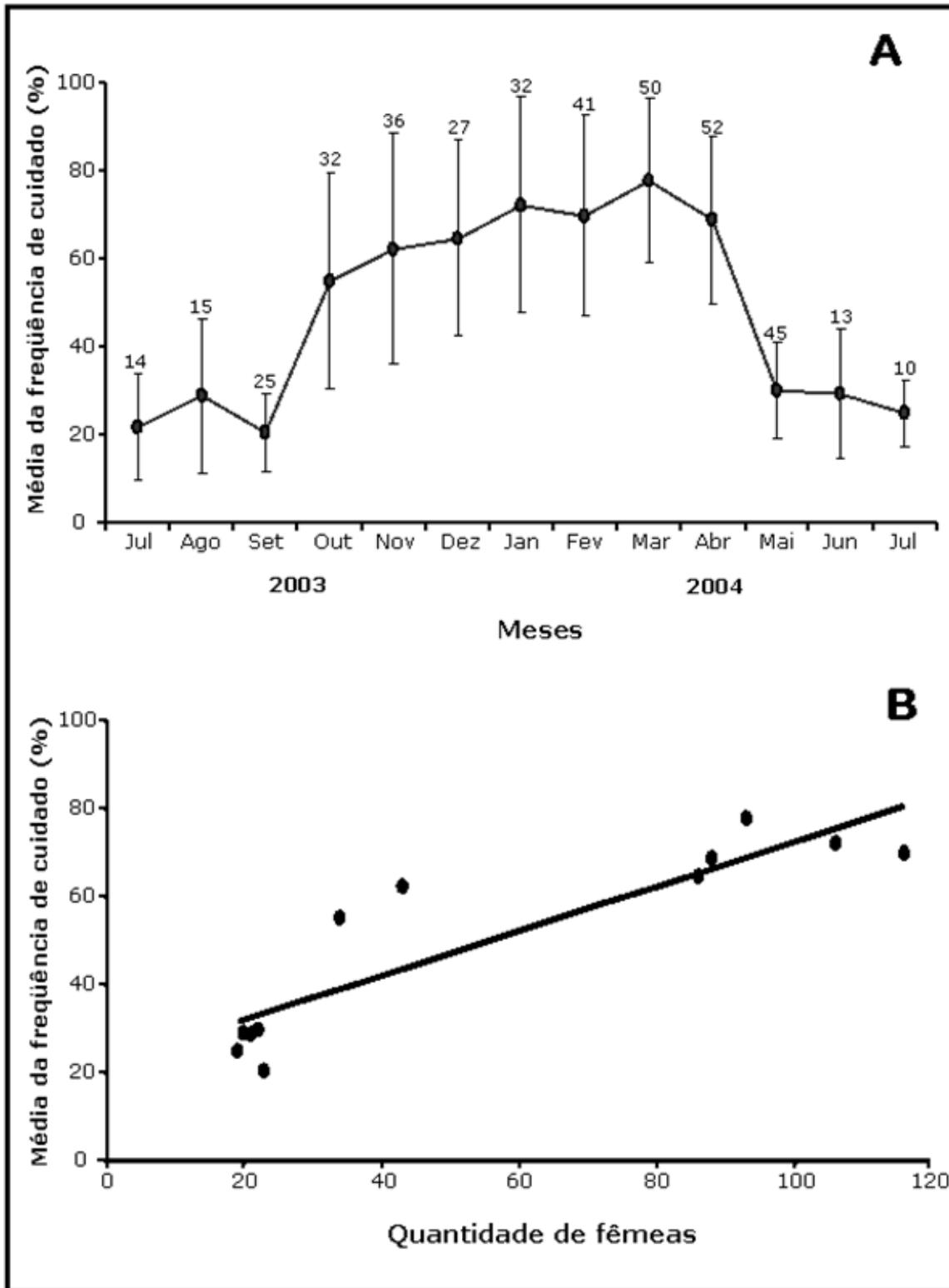


**FIGURA 1.6.** Macho guardião de *Iporangaia pustulosa* cuidando da prole sob uma folha, com as pernas totalmente distendidas.

A frequência com que os machos guardiões foram encontrados sobre suas desovas variou ao longo do ano, apresentando valores mais altos na estação quente e úmida do que na estação fria e seca (FIGURA 1.7A). Essa variação pode ser explicada unicamente pela quantidade de fêmeas encontradas no transecto: quanto mais fêmeas ativas na população, mais tempo um macho guardião permanece junto à sua desova (TABELA 1.1; FIGURA 1.7B). A frequência de cuidado também variou ao longo do dia e essa variação foi diferente entre a estação fria e a estação quente (TABELA 1.2). Na estação fria, poucos machos permaneciam guardando suas respectivas desovas durante o dia, estando a maioria deles presentes somente durante a noite (TABELA 1.2). Na estação quente, entretanto, os machos guardiões foram encontrados sobre suas desovas em alta frequência tanto durante o dia quanto durante a noite (TABELA 1.2). A atividade das fêmeas adultas, definida como a porcentagem de indivíduos encontrados em cada turno de procura, também diferiu entre as duas estações, estando elas mais ativas durante a noite na estação fria e durante todo o dia na estação quente (TABELA 1.2).

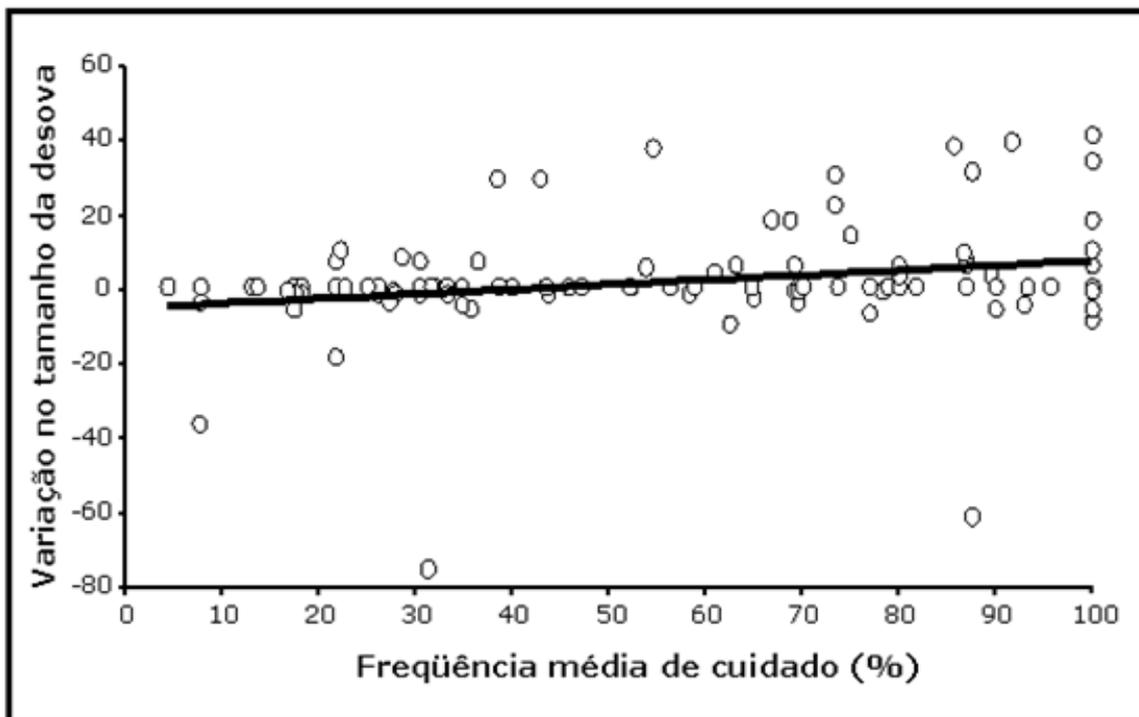
**TABELA 1.2:** Comparação entre as duas estações do ano com relação à frequência média dos machos guardiões de *Iporangaia pustulosa* sobre suas desovas e à atividade das fêmeas ao longo do dia. A estação fria compreende o período de julho a setembro de 2003 e de maio a julho de 2004. A estação quente corresponde ao período entre outubro de 2003 e abril de 2004. Os valores entre parênteses representam a quantidade de indivíduos encontrados em cada estação: o total de machos guardiões e a média mensal de fêmeas.

Estação do ano	PERÍODO		
	Manhã	Tarde	Noite
<b>Fria</b>			
Machos guardiões (94)	2,1%	4,8%	59,8%
Fêmeas adultas (21)	0%	0%	100%
<b>Quente</b>			
Machos guardiões (165)	48,2%	53,0%	79,1%
Fêmeas adultas (81)	32,5%	36,1%	31,4%



**FIGURA 1.7.** (A) Média da frequência média de cuidado dos machos guardiões do opilião *Iporangaia pustulosa* ao longo do período de estudo. As linhas verticais representam o desvio padrão. O número acima das linhas representam a quantidade de machos guardiões em cada mês. (B) Relação entre a média da frequência média de cuidado e a densidade de fêmeas capturadas no transecto estudado ( $R^2 = 0,797$ ). Equação da reta:  $y = 0,505x + 21,991$ .

Dentre todos os modelos alternativos construídos para explicar a variação no tamanho das desovas ao longo do tempo, o modelo mais parcimonioso incluiu apenas o efeito da frequência de cuidado à prole pelos machos guardiões ( $AIC_c = -10,426$ ;  $\Delta AIC_c = 1,18$ ; número de parâmetros estimados = 2). Quanto menos tempo um macho guardião permanece junto à sua desova, maior o número de ovos que ele perde (FIGURA 1.8). Além disso, quanto mais alta a frequência de cuidado do macho guardião, maior o número de ovos adicionados à sua desova (FIGURA 1.8).



**FIGURA 1.8.** Relação entre a variação no tamanho das desovas de *Iporangaia pustulosa* durante os quatro dias de amostragem em campo e a frequência de cuidado do respectivo macho guardião naquele mês ( $R^2 = 0,049$ ). Equação da reta:  $y = 0,112x - 3,887$ .

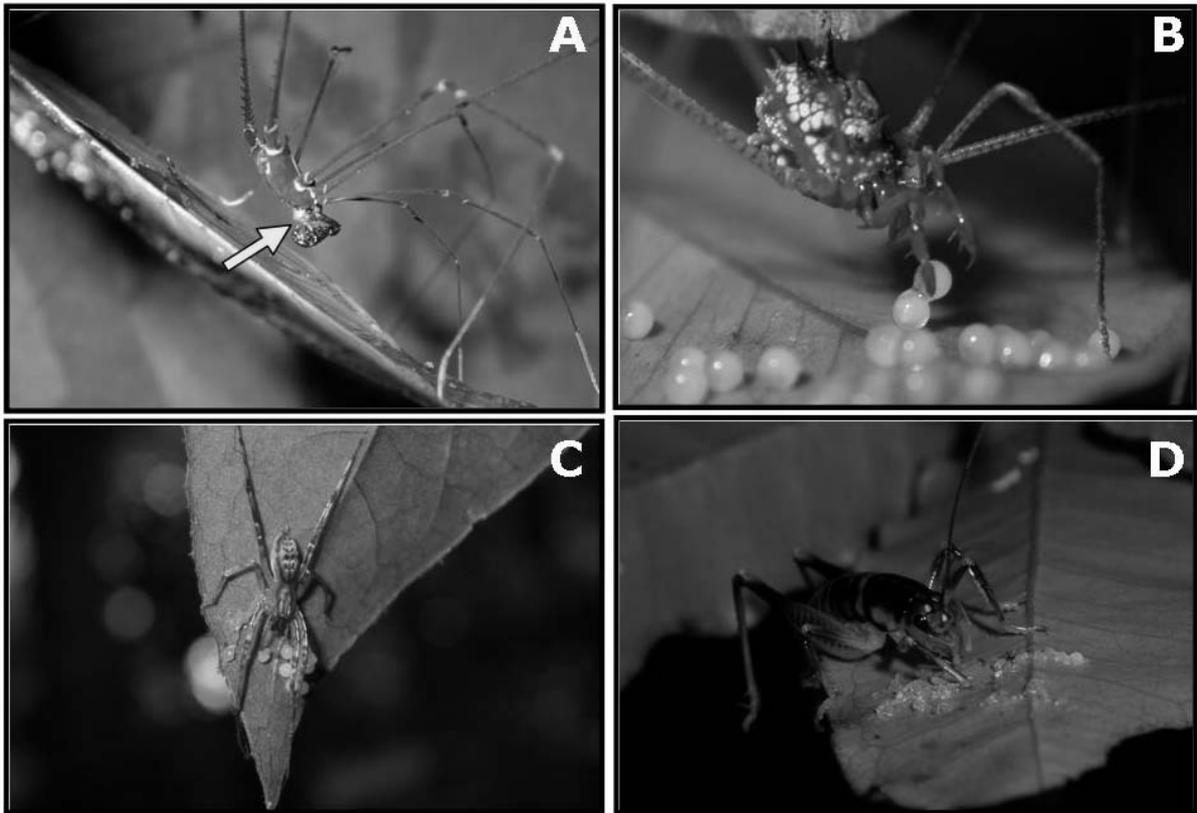
#### 1.4.4. Fatores de mortalidade de ovos e cuidado paternal

Predadores de ovos constituem uma importante fonte de mortalidade de ovos em desovas de *I. pustulosa* temporariamente desprotegidas. Durante os turnos de vistoria de desovas, foram observados 120 eventos de predação de ovos, a maioria na estação quente (TABELA 1.3 FIGURA 1.9). Os principais predadores de ovos foram co-específicos (machos e fêmeas) e outros opiliões, que em conjunto foram responsáveis por 85% do total de ataques observados. Em apenas duas ocasiões foram observados machos guardiões comendo, respectivamente, um e dois ovos de suas próprias desovas, durante o mês de fevereiro de 2007. O estabelecimento de fungos sobre a desova também é um importante fator de mortalidade de ovos, uma vez que, das 378 desovas acompanhadas durante o período de estudo, 82 delas foram atacadas por fungos (FIGURA 1.10). A quantidade mediana de ovos infectados foi de 15 ovos por desova (amplitude = 1 - 131 ovos), correspondendo a um prejuízo mediano de 11,5% do total de ovos nas desovas (amplitude = 0,4% - 100%). A porcentagem de desovas atacadas por fungos oscilou muito pouco ao longo do ano, variando de 5,9 a 17,5%, e não pôde ser explicada pela variação na precipitação total mensal ao longo dos meses estudados ( $R^2 = 0,048$ ;  $F_{1,10} = 0,509$ ;  $p = 0,498$ ).

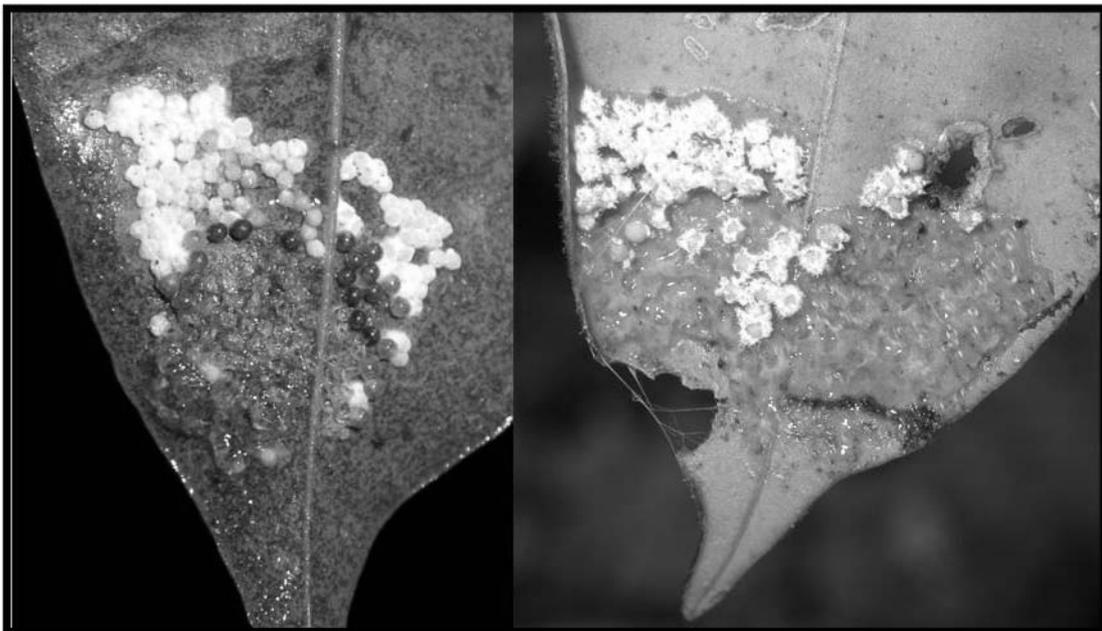
Foram observadas 12 interações agressivas entre machos guardiões e alguns artrópodes que se aproximaram das suas desovas, principalmente co-específicos (inclusive fêmeas). Os comportamentos defensivos consistiram em batidas rápidas com o segundo par de pernas, alternando a perna esquerda com a direita, no corpo ou nas pernas do invasor ( $n = 3$ ) ou em ataques com os pedipalpos que possuem espinhos, na tentativa de segurar algum apêndice do invasor ( $n = 6$ ). Em três ocasiões, o macho guardião exibiu os dois comportamentos, atacando primeiramente com o segundo par de pernas e depois com os pedipalpos. Em todos os casos, os machos guardiões foram capazes de repelir os invasores, eventualmente perseguindo-os por cerca de 50 cm sobre a vegetação. Após todas as interações observadas, os machos retornaram para cima de suas respectivas desovas e inspecionaram os ovos com o segundo par de pernas.

**TABELA 1.3.** Lista de artrópodes encontrados predando ovos do opilião *Iporangaia pustulosa* e o respectivo mês de observação.

<b>Táxon</b>	<b>Mês de observação</b>
<b>Opiliones (n = 102)</b>	
<i>Iporangaia pustulosa</i> (n = 91)	Abril/03, julho/03, setembro/03, janeiro/04, fevereiro/04 e julho/04, dezembro/06, janeiro/07, fevereiro/07 e março/07
<i>Acutisoma proximum</i> (n = 5)	Janeiro/04 e dezembro/05
<i>Longiperna zonata</i> (n = 3)	Janeiro/04 e fevereiro/07
<i>Neosadocus maximus</i> (n = 2)	Maio/04
<i>Jussara</i> sp. (n = 1)	Março/07
<b>Araneae (n = 13)</b>	
ANYPHAENIDAE (n = 4)	Novembro/03, janeiro/04 e julho/04
SALTICIDAE (n = 2)	Novembro/03 e junho/04
NÃO-IDENTIFICADAS (n = 7)	Novembro/03, janeiro/04, fevereiro/04, julho/04 e janeiro/07
<b>Orthoptera (n = 2)</b>	
GRYLLACRIDIDAE (n = 2)	Outubro/03 e fevereiro/07
<b>Hymenoptera (n = 2)</b>	
VESPIDAE (n = 1)	Janeiro/04
<i>Camponotus</i> aff. <i>abdominalis</i> (n = 1)	Janeiro/04
<b>Scolopendromorpha (n = 1)</b>	
<i>Otostigmus</i> sp. (n = 1)	Julho/04



**FIGURA 1.9.** Predadores de ovos do opilião *Iporangaia pustulosa*. (A) Macho do opilião *Acutisoma proximum* predando um ovo (indicado pela seta amarela) em uma desova temporariamente desprotegida. (B) Fêmea do opilião *I. pustulosa* canibalizando um ovo. (C) Aranha juvenil (Anyphaenidae) e (D) grilo (Gryllacrididae) consumindo ovos de desovas desprotegidas.



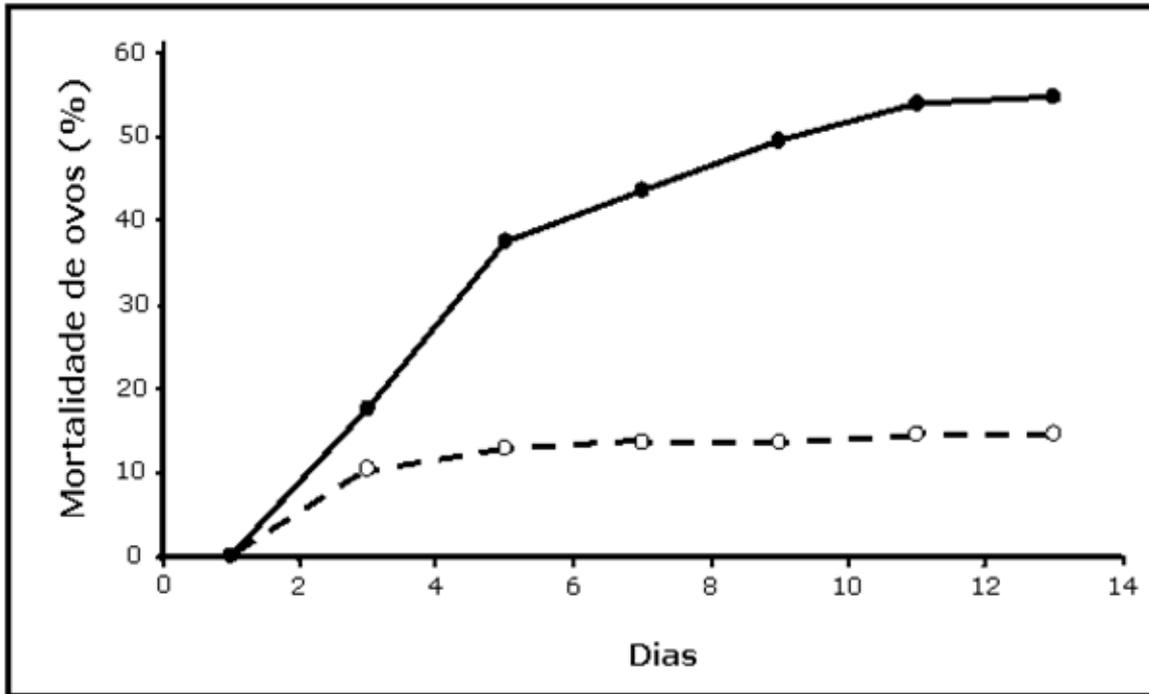
**FIGURA 1.10.** Duas desovas do opilião *Iporangaia pustulosa* atacadas por fungos.

### 1.4.5. Benefícios do cuidado paternal

Apenas uma desova experimental do grupo “tratamento” não sofreu redução na quantidade de ovos e seis das 16 desovas iniciais foram completamente predadas durante o período de 13 dias. Nas desovas “controle”, por outro lado, apenas uma desova foi completamente predada e metade das 12 desovas iniciais não sofreu nenhuma redução (cinco delas, inclusive, receberam ovos adicionais durante o experimento). Independente do grupo experimental, as desovas geralmente diminuíram de tamanho, porém essa diminuição teve uma magnitude diferente dependendo do grupo experimental: depois de 13 dias, as desovas “tratamento” apresentaram menos ovos do que as desovas “controle” (TABELA 1.4). A diferença na sobrevivência dos ovos dos dois grupos experimentais já é evidente cinco dias após a remoção dos machos guardiões (FIGURA 1.11).

**TABELA 1.4:** Resultado do experimento sobre benefícios do cuidado paternal em *Iporangaia pustulosa*. Os grupos experimentais são: “tratamento”, no qual os machos guardiões foram removidos das suas desovas, e “controle”, no qual os machos guardiões continuaram sobre suas desovas, realizando suas atividades parentais normalmente. O fator “tempo” refere-se à variação do número de ovos nas desovas experimentais entre o dia 0 e o dia 13.

	Graus de liberdade	Quadrados-múltiplos	F	p
<b>Entre grupos</b>				
Intercepto	1	403456,4	17950,39	< 0,001
Grupo experimental	6	2316,1	103,05	< 0,001
Erro	21	22,5		
<b>Dentro dos grupos</b>				
Tempo	1	2658,5	124,90	< 0,001
Grupo experimental * Tempo	6	2327,5	109,35	< 0,001
Erro	21	21,3		



**FIGURA 1.11.** Porcentagem média cumulativa de ovos de *Iporangaia pustulosa* predados em cada grupo experimental durante 13 dias. A linha contínua representa o grupo “tratamento” e a linha tracejada, o grupo “controle”.

## 1.5. DISCUSSÃO

A maioria das espécies de opiliões com cuidado maternal realiza uma ou, no máximo, duas oviposições a cada estação reprodutiva e, em muitos casos, a atividade reprodutiva sofre uma interrupção durante os meses mais frios e secos do ano (veja Machado & Macías-Ordóñez, 2007). *Iporangaia pustulosa* é uma das primeiras espécies de opiliões com cuidado paternal que teve sua biologia reprodutiva estudada por um longo período. Assim como o esperado, a espécie não apresenta atividade reprodutiva restrita a uma época específica do ano. Uma comparação interessante pode ser feita com o opilião *Acutisoma proximum*, uma espécie simpátrica, pertencente à mesma família e que também ovipõe na vegetação que margeia o rio. Nessa espécie, que apresenta cuidado maternal, 82% das fêmeas realizam uma única oviposição ao longo de toda a vida e a atividade reprodutiva está restrita aos meses de setembro a fevereiro (Buzatto *et al.*, 2007). Apesar de se reproduzir o ano todo, *I. pustulosa* apresenta uma diminuição na atividade reprodutiva durante a estação fria e seca — embora o surgimento de novas desovas na área estudada não tenha sido influenciado nem pela temperatura média nem pela precipitação total em cada mês. Durante os meses mais frios e secos do ano, a disponibilidade de alimento (representado principalmente por pequenos insetos) deve ser mais baixa e os indivíduos passam a maior parte do dia escondidos no musgo ou em cavidades naturais nos troncos, provavelmente protegidos das adversidades climáticas (CAPÍTULO 2). Dessa forma, é possível que durante esse período um menor número de fêmeas aloque energia para a produção de ovos, freando a atividade reprodutiva da população e diminuindo a quantidade de desovas encontradas nesses meses.

A frequência com que os machos guardiões de *I. pustulosa* foram encontrados sobre suas desovas também variou sazonalmente. Durante a estação quente e chuvosa os machos foram encontrados sobre suas desovas em alta frequência tanto de dia quanto à noite. Durante a estação fria e seca, entretanto, os machos guardiões deixaram suas desovas desatendidas durante todo o período diurno, sendo encontrados sobre suas desovas somente durante a noite, quando as fêmeas também estavam em atividade sobre a vegetação. Existem duas hipóteses concorrentes para

explicar o padrão encontrado (Machado *et al.*, 2004). A primeira é que a atividade de predadores de ovos (tais como co-específicos, outros opiliões e aranhas) seria reduzida durante os períodos mais frios (do ano e do dia) e os machos guardiões poderiam se esconder e se proteger das condições climáticas estressantes, diminuindo os custos fisiológicos do cuidado, sem prejudicar a sobrevivência da prole. A hipótese alternativa é que, mesmo que predadores de ovos estejam ativos durante os períodos mais frios, os machos guardiões não permaneceriam todo o tempo sobre a desova, pois o cuidado seria desempenhado por eles como um *display* sexual para adquirir cópulas adicionais. Dessa maneira, como as fêmeas estão menos ativas durante os períodos mais frios, existiriam poucas oportunidades de cópula para os machos, diminuindo os benefícios reprodutivos da guarda de ovos.

Os resultados apresentados aqui mostram que quanto mais fêmeas ativas na população, mais tempo os machos permanecem sobre suas desovas. Além disso, existe uma relação positiva entre o tempo que o macho guardião passa cuidando da prole e o número de ovos adicionados à sua desova. Pampoulie e colaboradores (2004), estudando uma espécie de peixe com cuidado paternal (*Pomatoschistus minutus*), demonstraram que os machos guardiões aumentam a frequência de comportamentos relacionados ao cuidado da prole na presença de fêmeas. Da mesma maneira, os machos de *I. pustulosa* devem modular o esforço de cuidado à prole, caracterizado aqui pelo tempo de permanência junto às desovas, dependendo das chances de encontrar uma fêmea ativa na vegetação e obter uma cópula adicional. Assim, o cuidado paternal em *I. pustulosa* deve constituir um comportamento flexível e sua exibição deve aumentar o sucesso reprodutivo dos machos que o desempenham. Portanto, evidências indiretas apóiam a segunda hipótese para explicar as variações sazonais na frequência de cuidado dos machos.

A frequência de cuidado dos machos em *I. pustulosa* também está envolvida com a eficiência de proteção à prole, uma vez que quanto menos tempo o macho guardião fica próximo à sua desova, maior a quantidade de ovos predados. Em artrópodes, a proteção ativa dos ovos contra o ataque de predadores é apontada como um dos principais benefícios do cuidado parental, já tendo sido demonstrada para diversos grupos de insetos (e.g., Tallamy & Denno, 1981; Kudo & Ishibashi,

1995; Kudo, 2002), aracnídeos (e.g. Fink, 1986; Gillespie, 1990; Gundermann *et al.*, 1997; Machado & Oliveira, 1998; 2002; Buzatto *et al.*, 2007) e em uma espécie de caranguejo (Diesel, 1992). Machos guardiões de *I. pustulosa* exibem comportamentos agressivos frente a potenciais predadores de ovos e o impedimento experimental do cuidado demonstrou que a presença paterna desempenha um papel importante na defesa da prole. Cerca de 38% das desovas desprovidas de cuidado foram completamente predadas durante os 13 dias de experimento, e o restante apresentou uma redução média de aproximadamente 55% na quantidade de ovos. De forma similar, Mora (1990) demonstrou que o cuidado dos machos no opilião *Zygopachylus albomarginis* reduz a predação de ovos, principalmente por co-específicos e formigas. A autora demonstrou também que os machos são capazes de deter o ataque de fungos aos ovos, uma característica única entre os opiliões (Machado & Raimundo, 2001). Em *I. pustulosa*, apesar da alta incidência de fungos sobre as desovas, os machos parecem ser incapazes de remover fungos dos ovos e de deter o avanço da infecção patogênica.

Um trabalho detalhado realizado com o opilião *Z. albomarginis* mostrou que nessa espécie são as fêmeas que tocam o corpo dos machos antes deles aceitarem copular. Além disso, os machos não copulam com todas as fêmeas que os cortejam, podendo inclusive expulsar fêmeas que se aproximem de seus ninhos (Mora, 1990). Ao contrário do que era esperado, não se encontrou uma reversão de papéis sexuais acentuada em *I. pustulosa*, uma vez que esta última característica foi a única evidência comportamental de alguma reversão. O comportamento de cortejo antes, durante e depois da cópula foi realizado pelos machos, sexo o qual apresentou também uma grande variação em seu sucesso reprodutivo, com muitas machos não se reproduzindo e poucos machos conseguindo copular com mais de nove fêmeas. Dessa maneira, as evidências obtidas aqui apontam que são as fêmeas que selecionam seus parceiros sexuais e que o tamanho dos machos é um importante critério de escolha. Machos guardiões são maiores do que machos que nunca foram encontrados cuidando de uma desova, assim como machos que obtiveram mais de uma desova são maiores do que aqueles que obtiveram apenas uma. A influência do tamanho dos machos sobre a escolha das fêmeas por parceiros sexuais pode ser

explicada pela relação dessa característica com a capacidade dos machos em defender a prole contra eventuais predadores. Entretanto, não foi encontrada relação entre o tamanho dos machos guardiões e a quantidade de ovos em suas desovas (indicativo direto da aptidão do indivíduo) nem entre o tamanho dos machos e o número de estágios encontrados na desova (indicativo indireto do número cópulas obtidas). Portanto, a grande variabilidade no sucesso reprodutivo dos machos, atribuída à seleção das fêmeas por parceiros, pode ser explicada apenas em parte pelas características físicas dos machos guardiões. Em uma primeira instância, quando as fêmeas têm que escolher apenas entre machos não-guardiões na população, o tamanho pode ser uma característica avaliada pelas fêmeas. Porém, depois de um macho conseguir seus primeiros ovos, seu tamanho parece não ser mais importante na escolha das fêmeas, uma vez que não é um bom preditor da quantidade de fêmeas com as quais ele vai copular ou da quantidade de ovos que vai conseguir.

A dinâmica de adição e redução de ovos nas desovas de *I. pustulosa* não pôde ser explicada pela maioria dos fatores mensurados em campo e o modelo mais parcimonioso incorporou apenas a frequência de cuidado dos machos. Embora o tamanho dos machos seja importante na decisão da fêmea em copular ou não com determinado indivíduo, esta característica parece não influenciar a quantidade de ovos depositados na desova depois que a decisão foi tomada, assim como discutido acima. Da mesma maneira, a densidade de co-específicos que fornecem ovos ou que competem pelo acesso a esses ovos não conseguem explicar a dinâmica das desovas. Além disso, embora a escolha de um local apropriado para ovipor determine as condições biológicas e micro-climáticas enfrentadas pela prole, influenciando diretamente sua sobrevivência (Martin, 2001), a qualidade do sítio de oviposição também não interferiu nem positiva nem negativamente na dinâmica de ovos nas desovas. Por fim, a quantidade inicial de ovos não explica a variação no tamanho das desovas. Segundo Tallamy (2000; 2001), machos guardiões conseguiriam não apenas aumentar a sobrevivência da prole, mas também seriam mais atrativos para as fêmeas por cuidar dos ovos, aumentando suas chances de conseguir novas cópulas. Dessa maneira, a presença de ovos seria um fator decisivo na escolha de um macho

pela fêmea, caso o cuidado paternal em artrópodes tenha evoluído via seleção sexual. Os resultados obtidos aqui não rejeitam essa hipótese, mas sugerem que não existe um efeito quantitativo de aumento de atratividade dos machos que possuem desovas maiores.

O cuidado paternal em *I. pustulosa* é crucial para a sobrevivência de uma grande proporção dos ovos devido à defesa agressiva dos machos guardiões contra predadores de ovos. Além dos benefícios usufruídos pela prole, o comportamento de guarda dos ovos parece ser desempenhado pelos machos guardiões como uma exibição para as fêmeas, aumentando sua atratividade e, conseqüentemente, seu sucesso reprodutivo (em conformidade com a teoria de evolução do cuidado paternal via seleção sexual – Tallamy, 2000; 2001). De fato, os machos guardiões têm acesso a muitas parceiras, visto que mais de 90% de todas as desovas encontradas eram compostas por ovos depositados por mais de uma fêmea e algumas delas possuíam indícios de conter ovos de até 15 eventos de oviposição. Dessa maneira, a guarda de ovos e a obtenção de novas cópulas pelos machos guardiões não constituem atividades mutuamente excludentes, eliminando por completo os custos referentes à perda de oportunidades de cópulas adicionais durante a guarda de ovos, historicamente apontada como o principal fator contra a evolução do cuidado paternal (Maynard-Smith, 1977). No CAPÍTULO 3 serão apresentadas novas abordagens para compreender o papel da quantidade de ovos cuidados sobre a avaliação das fêmeas, além de elucidar a relação entre a seleção sexual e a evolução do cuidado paternal.

## 1.6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson DR, Burnham KP (1999) Understanding information criterion for selection among capture-recapture or ring recovery models. *Bird Study* 46:14-21
- Bradley RA (1984) The influence of the quantity of food on fecundity in the desert grassland scorpion (*Paruroctonus utahensis*) (Scorpionida, Vaejovidae): an experimental test. *Oecologia* 62:53-56
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference. Springer Verlag, New York
- Buzatto BA, Requena GS, Martins EG, Machado G (2007) Effects of maternal care on the lifetime reproductive success of females in a neotropical harvestman. *J Anim Ecol* 76(5):937-945
- Clutton-Brock TH (1991) The evolution of parental care. Princeton University Press, New Jersey
- Diesel R (1992) Maternal care in the bromeliad crab, *Metopaulias depressus* - protection of larvae from predation by damselfly nymphs. *Anim Behav* 43:803-812
- Fink LS (1986) Costs and benefits of maternal behaviour in the green lynx spider (Oxyopidae, *Peucetia viridans*). *Anim Behav* 34(4):1051-1060
- Gillespie RG (1990) Costs and benefits of brood care in the Hawaiian happy face spider *Theridion grallator* (Araneae, Theridiidae). *Am Mid Nat* 123:236-243
- Gundermann, J.L., Horel, A. & Roland, C. (1997) Costs and benefits of maternal care in a subsocial spider, *Coelotes terrestris*. *Ethology* 103:915-925
- Hara MR, Gnaspini P, Machado G (2003) Male guarding behavior in the neotropical harvestman *Ampheres leucopheus* (Mello-Leitão 1922) (Opiliones, Laniatores, Gonyleptidae). *J Arachnol* 31:441-444
- Jenni DA, Collier G (1972) Polyandry in the American Jacana. *The Auk* 89:743-765
- Johnson JB, Omland KS (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 19(2):101-108
- Kokko H, Jennions M (2003) It takes two to tango. *Trends Ecol Evol* 18:103-104
- Kreiter NA, Wise DH (2001) Prey availability limits fecundity and influences the movement pattern of female fishing spiders. *Oecologia* 127:417-424
- Kudo S (2002) Phenotypic selection and function of reproductive behaviour in the subsocial bug *Elasmucha putoni* (Heteroptera: Acanthosomatidae). *Behav Ecol* 13:742-749
- Kudo S, Ishibashi E (1995) Notes on maternal care in the ovoviviparous leaf beetle *Gonioctena japonica* (Coleoptera, Chrysomelidae). *Canad Entomol* 127:275-276.
- Machado G (2007) Maternal or paternal egg guarding? Revisiting parental care in triaenonychid harvestmen (Opiliones). *J Arachnol* 35:202-204
- Machado G, Macías-Ordóñez R (2007) Reproduction. In Pinto-da-Rocha R, Machado G, Giribet G (eds) *Harvestmen: The biology of Opiliones*. Harvard University Press, Cambridge, pp 414-454
- Machado G, Oliveira PS (1998) Reproductive biology of the Neotropical harvestman *Goniosoma longipes* (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae): mating and oviposition behaviour, brood mortality, and parental care. *J Zool* 246:359-367
- Machado G, Oliveira PS (2002) Maternal care in the Neotropical harvestman *Bourguyia albiornata* (Arachnida: Opiliones). *Behaviour* 139:1509-1524

- Machado G, Raimundo RLG (2001) Parental investment and the evolution of subsocial behaviour in harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Ethol Ecol Evol* 13:133-150
- Machado G, Requena GS, Buzatto BA, Osses F, Rossetto LM (2004) Five new cases of paternal care in harvestmen (Arachnida: Opiliones): implications for the evolution of male guarding in the Neotropical family Gonyleptidae. *Sociobiology* 44:577-598
- Martin TE (2001) Abiotic vs. biotic influences on habitat selection of coexisting species: climate change impacts? *Ecology* 82:175-188
- Martens J (1993) Further cases of paternal care in Opiliones (Arachnida). *Trop Zool* 6:97-107
- Mora G (1990) Parental care in a neotropical harvestman, *Zygopachylus albomarginis* (Arachnida: Gonyleptidae). *Anim Behav* 39:582-593
- Maynard-Smith J (1977) Parental investment: a prospective analysis. *Anim Behav* 25:1-9
- Maynard-Smith J (1982) *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge
- Pampoulie C, Lindström K, St. Mary CM (2004) Have your cake and eat it too: male sand gobies show more parental care in the presence of female partners. *Behav Ecol* 15:199-204
- Ridley M (1978) Paternal care. *Anim Behav* 26:904-932
- Smith RL (1997) Evolution of paternal care in the giant water bugs (Heteroptera: Belostomatidae). In: Choe JC, Crespi BJ (eds) *The evolution of social behaviour in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 116-149
- Sokal RR, Rohlf FJ (1969) *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. WH Freeman and Company, São Francisco.
- Tallamy DW (2000) Sexual selection and evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Anim Behav* 60:559-567
- Tallamy DW (2001) Evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Annu Rev Entomol* 46:139-165
- Tallamy DW, Brown WP (1999) Semelparity and the evolution of maternal care in insects. *Anim Behav* 57:727-730
- Tallamy DW, Denno RF (1982) Life-history trade-offs in *Gargaphia solani* (Hemiptera, Tingidae) — the cost of reproduction. *Ecology* 63(3):616-620
- Trivers RL (1972) Parental investment and sexual selection. In: Campbell B (ed) *Sexual selection and the descent of man*. Aldine Press, Chicago, pp 136-179
- Wolda H (1988) Insect seasonality: why? *Ann Rev Ecol Syst* 19:1-18

## 1.7. APÊNDICE

Número de desovas do opilião *Iporangaia pustulosa* encontradas em cada espécie de planta hospedeira no Parque Estadual Intervales, SP. Os números entre parênteses indicam a posição de cada espécie de planta hospedeira em uma lista ordenada por utilização (número de desovas) e por abundância (número de indivíduos).

Táxon	Número de indivíduos	Número de desovas
<b>DRYOPTERIDACEAE</b>		
<i>Didymochlaena truncatula</i> (Swartz) J. Smith	25 (18)	1 (1)
<i>Diplazium cristatum</i> (Desr.) Alston.	164 (33)	5 (5)
<i>Olfersia cervina</i> (L.) Kunze	136 (32)	32 (14)
Dryopteridaceae sp.	89 (30)	3 (3)
<b>ACANTHACEAE</b>		
<i>Justicia</i> sp.	47 (25)	5 (5)
<b>AMARANTHACEAE</b>		
<i>Amaranthus</i> sp.	107 (31)	16 (11)
<b>ARACEAE</b>		
<i>Philodendrum ochrortemon</i> Schott	59 (27)	9 (9)
<b>BEGONIACEAE</b>		
<i>Begonia fruticosa</i> A. DC.	21 (16)	1 (1)
<i>Begonia</i> sp.	69 (28)	2 (2)
<b>COMMELINACEAE</b>		
<i>Dichorisandra thyrsiflora</i> Mikan	464 (36)	16 (11)
<b>CYPERACEAE</b>		
<i>Pleurostachys gaudichaudii</i> Brongn.	33 (21)	1 (1)
<b>LAURACEAE</b>		
<i>Endlicheria paniculata</i> (Spreng.) Macbr.	5 (5)	3 (3)
<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	18 (13)	1 (1)
<b>LEGUMINOSAE</b>		
<i>Inga</i> sp.	21 (16)	1 (1)
<i>Zollernia ilicifolia</i> (Brongn.) Vogel	8 (8)	4 (4)
<i>Dahlstedfia pinnata</i> (Benth.) Malme	6 (6)	3 (3)

... continua...

APÊNDICE. Continuação.

MARANTACEAE		
<i>Calathea communis</i> Wanderley & Vieira	447 (35)	33 (15)
MELASTOMATACEAE		
<i>Leandra</i> sp.1	41 (24)	5 (5)
<i>Leandra</i> sp.2	1 (1)	1 (1)
<i>Leandra</i> sp.3	1 (1)	1 (1)
<i>Miconia</i> sp.1	10 (10)	1 (1)
<i>Miconia</i> sp.2	12 (11)	1 (1)
<i>Salpinga margaritacea</i> (Naudin) Triana	8 (8)	1 (1)
MONIMIACEAE		
<i>Mollimedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	20 (15)	5 (5)
MYRSINACEAE		
<i>Ardisia guyanensis</i> (Aubl.) Mez	56 (26)	19 (12)
MYRTACEAE		
<i>Calycorectes acutatus</i> (Miq.) Toledo	3 (3)	1 (1)
<i>Campomanesia guaviroba</i> (DC.) Kiaersk.	9 (9)	8 (8)
<i>Gomidesia schaueriana</i> O. Berg	37 (22)	43 (16)
<i>Gomidesia tijucensis</i> (Kiaersk.) D. Legrand	21 (16)	2 (2)
<i>Myrceugenia miersiana</i> (Gardn.) Legr. & Kaus.	2 (2)	1 (1)
<i>Myrceugenia myrcioides</i> (Cambess.) O.Berg	30 (19)	12 (10)
NYCTAGINACEAE		
<i>Guapira opposita</i> (Vell.) Reitz	19 (14)	3 (3)
PIPERACEAE		
<i>Piper</i> sp.1	19 (14)	1 (1)
<i>Piper</i> sp.2	22 (17)	2 (2)
<i>Piper</i> sp.3	83 (29)	7 (7)

... continua...

APÊNDICE. Continuação.

RUBIACEAE		
<i>Alseis floribunda</i> Schott	6 (6)	6 (6)
<i>Bathysa australis</i> (A.St.-Hil.) Benth. & Hook.f.	40 (23)	24 (13)
<i>Psychotria</i> sp.1	16 (12)	1 (1)
<i>Psychotria</i> sp.2	3 (3)	1 (1)
<i>Rudgea jasminioides</i> (Cham.) Müll. Arg.	6 (6)	5 (5)
SAPOTACEAE		
<i>Chrysophyllum</i> sp.	31 (20)	2 (2)
URTICACEAE		
<i>Pilea astrogramma</i> Miq.	298 (34)	6 (6)
INDETERMINADAS		
Morfo-espécie 1	7 (7)	1 (1)
Morfo-espécie 2	4 (4)	1 (1)
Morfo-espécie 3	1 (1)	1 (1)
Morfo-espécie 4	6 (6)	1 (1)

## CAPÍTULO 2

### Custos de sobrevivência do cuidado paternal no opilião *Iporangaia pustulosa* (Arachnida: Opiliones)



## 2.1. RESUMO

Requena, Gustavo S. 2008. Custos de sobrevivência do cuidado paternal no opilião *Iporangaia pustulosa* (Arachnida: Opiliones). Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG.

O comportamento de guarda dos ovos está amplamente difundido entre os artrópodes e geralmente aumenta a sobrevivência da prole. Entretanto, essa característica da história de vida também é potencialmente custosa aos indivíduos parentais, pois eles devem gastar energia e perder oportunidades reprodutivas adicionais enquanto cuidam da prole. Adicionalmente, a probabilidade desse indivíduo parental morrer durante o período de guarda pode aumentar devido à sua maior exposição a predadores. O objetivo principal deste capítulo foi avaliar em condições naturais a existência de custos do cuidado paternal em termos de sobrevivência para os machos do opilião *Iporangaia pustulosa*. Foi realizado um estudo de captura-marcação-recaptura de um ano de duração em um transecto de 200 m no Parque Estadual Intervales, SP. Para avaliar os custos em termos de sobrevivência, foram estimadas e comparadas as taxas de sobrevivência de machos guardiões, de machos não-guardiões e de fêmeas, empregando uma abordagem de seleção de modelos. Os resultados encontrados indicam que o comportamento de guarda dos ovos influencia a sobrevivência dos machos de *Iporangaia*, pois o modelo mais parcimonioso que descreve a sobrevivência dos machos inclui o efeito do estado parental sobre essa taxa. Entretanto, ao contrário do suposto custo em termos de sobrevivência pago pelos indivíduos parentais esperado pela teoria de investimento parental, os machos guardiões apresentaram taxas de sobrevivência mais altas quando comparados aos machos não-guardiões e às fêmeas. Pressupondo que a predação é o processo responsável pelas diferenças nas taxas de sobrevivência encontradas aqui, pode-se especular que, dado que as fêmeas e os machos não-guardiões se deslocam mais do que os machos guardiões, eles estão mais expostos a predadores de emboscada, como aranhas, consideradas as principais predadoras de opiliões na área de estudo. Uma vez que resultados prévios mostram que os machos de *Iporangaia* têm acesso a muitas fêmeas e podem guardar ovos de mais de uma fêmea simultaneamente, a conclusão geral deste capítulo é que o cuidado paternal nessa espécie apresenta custos excepcionalmente baixos em relação aos grandes benefícios para os machos guardiões.

**Palavras-chave:** Custos e benefícios, evolução, Gonyleptidae, seleção de modelo, taxa de sobrevivência.

## 2.2. INTRODUÇÃO

A definição clássica de Trivers (1972) sobre investimento parental pressupõe que mesmo as formas mais simples de cuidado parental, como a proteção física dos ovos contra predadores e parasitas, deveriam apresentar tanto benefícios (geralmente desfrutados pela prole) quanto custos (pagos invariavelmente por um ou por ambos os indivíduos parentais). Os benefícios do cuidado parental à prole incluem a atenuação das condições micro-climáticas (como a diminuição do risco de desidratação e/ou o aumento da aeração dos ovos), a proteção contra predadores, parasitóides e o ataque de fungos, assim como o provisionamento de água e alimento para os juvenis (veja exemplos em Clutton-Brock, 1991). Já os custos provindos do cuidado parental podem ser classificados em duas categorias (Shine, 1988): (a) custos reprodutivos, que envolvem reduções na fecundidade futura e/ou perda de oportunidades adicionais de cópulas, sendo normalmente apontados como os custos mais importantes do cuidado paternal, uma vez que é esperado existir um conflito entre o esforço parental e o esforço de cópula (Trivers, 1972; Maynard-Smith, 1977; mas veja Magrath & Komdeur, 2003); (b) custos em sobrevivência, que envolvem o aumento na exposição dos indivíduos parentais a predadores, parasitas e parasitóides enquanto estão cuidando da prole (e.g., Shine, 1980; Svensson, 1988; Magnhagen, 1991).

Embora o comportamento de guarda dos ovos seja a forma de investimento parental pós-zigótico mais comum em artrópodes (exemplos em Choe & Crespi, 1997), esta característica da história de vida dos organismos é considerada energeticamente dispendiosa para as fêmeas, especialmente no caso de espécies iteropáricas (Tallamy & Brown, 1999). O cuidado maternal impede as fêmeas guardiãs de forragear, reduzindo a aquisição de energia para produção de ovos adicionais, uma restrição que afeta negativamente a reprodução futura e a fecundidade dessas fêmeas (e.g., Tallamy & Denno, 1982; Fink, 1986; Gundermann *et al.*, 1997; Tallamy & Schaefer, 1997; Stegmann & Linsenmair, 2002; Zink, 2003; Buzatto *et al.*, 2007). Para espécies de barata d'água com cuidado paternal da subfamília Belostomatinae (Hemiptera), nas quais os machos carregam os ovos

aderidos ao dorso, o cuidado paternal também apresenta custos na eficiência de forrageamento (Crowl & Alexander, 1989), pois machos guardiões se movimentam mais lentamente (Smith, 1976; Kight *et al.*, 1995). Entretanto, dado que os machos dessas espécies de barata d'água são capazes de copular com mais de uma fêmea e carregar os ovos delas simultaneamente, prover cuidado paternal e adquirir novas cópulas não são atividades mutuamente excludentes, o que reduz os custos reprodutivos para esses machos (Smith, 1997). De acordo com Tallamy (2000; 2001), o cuidado paternal em todos os grupos de artrópodes seria uma característica selecionada sexualmente e, dessa maneira, machos guardiões seriam preferidos pelas fêmeas e deveriam obter uma quantidade maior de cópulas do que machos não-guardiões. Tal preferência se daria porque o cuidado paternal minimizaria os custos de fecundidade relacionados à guarda dos ovos pelas fêmeas, permitindo que elas forrassem imediatamente após oviporem. Além disso, o cuidado paternal também poderia fornecer um sinal honesto da qualidade genética do macho ou da sua qualidade como protetor de ovos.

Com relação aos custos em sobrevivência, eles são certamente o aspecto do cuidado parental em artrópodes que recebeu menos atenção — provavelmente porque requerem estudos de longa duração, um grande número de indivíduos marcados e espécies-modelo que apresentem alta filopatria para atenuar os possíveis efeitos causados pela migração. Especificamente entre as espécies com cuidado paternal, evidências empíricas estão restritas novamente a dois estudos com baratas d'água (Belostomatinae). Para *Belostoma flumineum*, um estudo em cativeiro mostrou que machos guardiões que carregaram ovos apresentaram uma longevidade significativamente menor do que machos virgens, porém machos que tiveram seus ovos removidos experimentalmente de seus dorsos apresentaram uma longevidade média que foi intermediária à de machos virgens e guardiões (Gilg & Kruse, 2003). De maneira semelhante, um estudo de campo com *Abedus breviceps* demonstrou que os machos não sofrem custos em sobrevivência por carregarem ovos, uma vez que a longevidade e as taxas de mortalidade não diferiram entre machos com e sem ovos no dorso (Munguía-Steyer & Macías-Ordóñez, 2007). Os autores argumentaram que machos em ambos os estados parentais estariam igualmente expostos a predadores

(principalmente aves) durante os períodos em que os indivíduos vão até a superfície da água para respirar. Esses resultados mostram que o cuidado paternal não afeta a sobrevivência dos machos guardiões em pelo menos duas espécies de baratas d'água. Entretanto, devido à escassez de evidências empíricas, a relação entre o comportamento de guarda de ovos e a sobrevivência dos machos certamente necessita de mais estudos, especialmente em outros grupos de artrópodes com cuidado paternal.

Se por um lado o cuidado maternal está amplamente distribuído entre os aracnídeos, a guarda exclusiva da prole pelos machos é uma estratégia extremamente rara, presente apenas na ordem Opiliones (revisão em Machado & Macías-Ordóñez, 2007) e tendo evoluído em pelo menos cinco famílias não aparentadas (Machado, 2007). Embora a guarda dos ovos pelos machos aparentemente beneficie a prole protegendo-a contra a infecção por fungos e o ataque de predadores (Mora, 1990; Machado *et al.*, 2004; veja itens 1.4.4 e 1.4.5 no CAPÍTULO 1), não existem estudos que quantifiquem os custos deste comportamento em opiliões. Dessa maneira, o principal objetivo deste capítulo foi avaliar sob condições naturais a existência de custos em termos de sobrevivência para os machos do opilião *Iporangaia pustulosa* (Gonyleptidae), uma espécie que apresenta cuidado paternal. Para avaliar esses custos, foi empregada uma abordagem de seleção de modelos, utilizando dados observacionais sem nenhum tipo de manipulação experimental das condições naturais dos machos. Uma lista de possíveis modelos foi construída, considerando diversos fatores que possam influenciar a taxa de mortalidade dos machos de *Iporangaia*, cada modelo com uma hipótese diferente. Os modelos alternativos foram comparados e o melhor deles foi selecionado baseado na versão não enviesada do Critério de Informação de Akaike, que consiste em uma nova abordagem ao estudo de custos associados ao cuidado parental (veja Buzatto *et al.*, 2007; Munguía-Steyer & Macías-Ordóñez, 2007). Embora existam diversos estudos investigando os custos do cuidado maternal em aracnídeos (e.g., Fink, 1986; Gundermann *et al.*, 1997; Buzatto *et al.*, 2007), este estudo é o primeiro a estimar as taxas de mortalidade em uma população natural de uma espécie do grupo na qual a guarda dos ovos é exercida exclusivamente pelos machos.

## 2.3. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.3.1. Coleta de dados

Para quantificar os custos em termos de sobrevivência do comportamento de guarda de ovos dos machos guardiões, foi realizado um estudo de captura-marcação-recaptura no transecto T1 de 200 m entre agosto de 2003 e julho de 2004. O deslocamento dos indivíduos foi estimado calculando a distância em linha reta entre os dois pontos extremos onde um indivíduo foi encontrado durante todo o período de estudo. Para comparar o deslocamento de machos guardiões e não-guardiões, foi realizado um teste pareado de Wilcoxon utilizando os deslocamentos dos mesmos indivíduos quando foram classificados em cada um dos estados parentais. As comparações entre o deslocamento de machos no estado não parental e de fêmeas foram realizadas utilizando um teste de Mann-Whitney. Essas análises foram feitas apenas com indivíduos que foram capturados pelo menos duas vezes no transecto durante o período de estudo.

### 2.3.2. Modelagem das taxas de sobrevivência e de recaptura

Para acessar se o comportamento de guarda de ovos influencia a sobrevivência de machos guardiões, as taxas de sobrevivência ( $\phi$ ) e de recaptura ( $p$ ) foram estimadas utilizando uma abordagem de seleção de modelos (Lebreton *et al.*, 1992). Os dados de captura-recaptura obtidos durante os quatro dias de amostragem foram agrupados de modo a gerar uma única ocasião amostral por mês e todos os parâmetros foram estimados no intervalo de um mês para o mês seguinte. Para estimar as taxas de sobrevivência e de recaptura de fêmeas, foram ajustados os seguintes modelos aos dados de história de recaptura desses indivíduos (notação entre parênteses): 1) sem nenhum efeito (.); 2) com efeito do tempo (tempo), produzindo um total de quatro modelos candidatos. O ajuste do modelo global  $\{\phi_{(tempo)}p_{(tempo)}\}$  aos dados de fêmeas foi verificado utilizando o programa RELEASE (Burnham *et al.*, 1987).

Como os machos podem mudar seu estado parental ao longo do período de estudo, foram utilizados modelos multi-estado para estimar as taxas de transição ( $\psi$ ) de um estado parental para outro (Hestbeck *et al.*, 1991; Brownie *et al.*, 1993; Williams *et al.*, 2002). Para estimar suas taxas de sobrevivência, recaptura e transição, foram ajustados os seguintes modelos aos dados de história de recaptura de machos (notação entre parênteses): 1) sem nenhum efeito (.); 2) com efeito do estado parental (estado\_parental); 3) com efeito do tempo (tempo); e 4) com efeito do estado parental e do tempo (estado\_parental+tempo). O efeito do tempo não foi testado para as taxas de sobrevivência de machos porque o modelo global que se ajustou aos dados não inclui a variação temporal nessas taxas. Assim, a lista de modelos candidatos formulada inclui um total de 32 modelos.

O ajuste do modelo global  $\{\phi_{(estado\_parental)}P_{(estado\_parental+tempo)}\psi_{(estado\_parental+tempo)}\}$  aos dados de machos foi verificado utilizando o método da mediana de  $\hat{c}$ , implementado pelo programa MARK (White & Burnham, 1999). Essa abordagem é baseada no pressuposto de que a melhor estimativa do parâmetro de superdispersão do modelo global,  $\hat{c}$ , é o valor para o qual a *deviance* observada de  $\hat{c}$  (i.e., a *deviance* do modelo dividida pelos graus de liberdade do modelo) cai na mediana da distribuição de todas as possíveis *deviance* de  $\hat{c}$  simuladas, considerando a hipótese de que um dado valor de  $c$  é verdadeiro. Os dados são simulados e replicados para diversos valores de  $c$  e se obtém uma *deviance*  $\hat{c}$  para cada uma das listas de dados simulados. Em seguida, é realizada uma regressão logística entre os valores de  $c$  e os valores simulados da *deviance*  $\hat{c}$  para estimar o valor de  $c$  para o qual a *deviance* de  $\hat{c}$  observada cai na mediana da distribuição de todas as *deviance* de  $\hat{c}$  simuladas. O modelo global é considerado adequadamente ajustado aos dados se o valor estimado de  $c$  está entre 1 e 3, sendo melhor o ajuste quanto mais próximo de 1 for o valor de  $c$  (Lebreton *et al.*, 1992). Os dados foram simulados para valores igualmente espaçados de  $c$ , variando de 1 a 3, com 100 replicações para cada valor.

Para selecionar o modelo mais parcimonioso e com ele estimar de maneira mais acurada os parâmetros de interesse, foi utilizada a versão não enviesada do Critério de Informação de Akaike ( $AIC_c$  - Anderson & Burnham, 1999), que é calculado como:

$$AIC_c = -2(\ln L) + 2k\left(\frac{n}{n-k-1}\right),$$

onde  $\ln L$  é o logaritmo natural da função de verossimilhança avaliada na estimativa de verossimilhança máxima para um dado modelo,  $k$  é o número de parâmetros e  $n$  é o tamanho da amostra (Burnham & Anderson, 2002; Johnson & Omland, 2004). O  $AIC_c$  foi utilizado para ordenar todos os modelos e o modelo com menor valor de  $AIC_c$  foi selecionado como o modelo mais parcimonioso para estimar todos os parâmetros de fêmeas, machos guardiões e machos não-guardiões. A diferença no valor de  $AIC_c$  entre o modelo selecionado e todos os outros modelos alternativos do ranking também foi calculado. Quando essa diferença é maior do que 2, existe uma forte evidência para concluir que o modelo selecionado, de fato, é o melhor entre todos os modelos gerados (Burnham & Anderson, 1998).

## 2.4. RESULTADOS

Entre agosto de 2003 e julho de 2004, foi registrado um total de 5.169 capturas e recapturas referentes a 863 adultos de *Iporangaia pustulosa* (509 machos e 354 fêmeas). Dos machos capturados na área de estudo, 64,2% foram encontrados apenas no estado não-guardião (n = 327), 10% foram encontrados apenas no estado guardião (n = 51) e 25,8% foram encontrados em ambos os estados (n = 131). O deslocamento dos machos foi maior no estado de não-guardião (mediana = 1; amplitude = 0 - 25 m) do que no estado de guardião (mediana = 0 m; amplitude = 0 - 6 m) (Wilcoxon,  $Z = 4,859$ ;  $p < 0,001$ ; n = 76 machos em cada estado parental). Não foi encontrada diferença entre o deslocamento de machos não-guardiões (mediana = 2 m; amplitude = 0 - 81 m; n = 207) e fêmeas (mediana = 2 m; amplitude = 0 - 31 m; n = 121) (Mann-Whitney,  $Z = 0,404$ ;  $p = 0,686$ ).

O modelo geral se ajustou bem aos dados das fêmeas (Test 2 + Test 3:  $\chi^2 = 24,76$ ; g.l. = 33;  $p = 0,85$ ). O modelo que apresentou taxa de sobrevivência constante ao longo do tempo e variação temporal na taxa de recaptura foi o modelo mais parcimonioso dentre os modelos alternativos para os dados das fêmeas (TABELA 2.1). A estimativa da taxa de sobrevivência obtida pelo melhor modelo  $\{\phi_{(.)} p_{(tempo)}\}$  foi de  $0,75 \pm 0,02$  (média  $\pm$  DP) e foi constante ao longo de todos os meses de estudo. Por outro lado, a estimativa da taxa de recaptura variou ao longo do ano, oscilando entre 0,15 e 0,60 (média  $\pm$  DP =  $0,35 \pm 0,16$ ; FIGURA 2.1A) e apresentou um pico muito claro entre outubro e abril (estação quente), diminuindo depois de maio (início da estação fria; FIGURA 2.1A).

O modelo global,  $\{\phi_{(estado\_parental)} P_{(estado\_parental+tempo)} \psi_{(estado\_parental+tempo)}\}$ , ajustou-se bem aos dados de machos, uma vez que o parâmetro de superdispersão foi muito próximo de 1 ( $\hat{c} = 0,96 \pm 0,15$  DP), como estimado pelo método da mediana de  $\hat{c}$ . No caso dos machos, o modelo mais parcimonioso foi o modelo global, que incluiu: (1) variação do estado parental na taxa de sobrevivência e (2) variação temporal e no estado parental nas taxas de recaptura e de transição (TABELA 2.1). A estimativa da taxa de sobrevivência foi constante ao longo dos meses estudados para os machos em

ambos os estados parentais, sendo as taxas dos machos guardiões ( $0,85 \pm 0,02$ ; média  $\pm$  DP) mais altas do que as dos machos não guardiões ( $0,77 \pm 0,01$ ; média  $\pm$  DP).

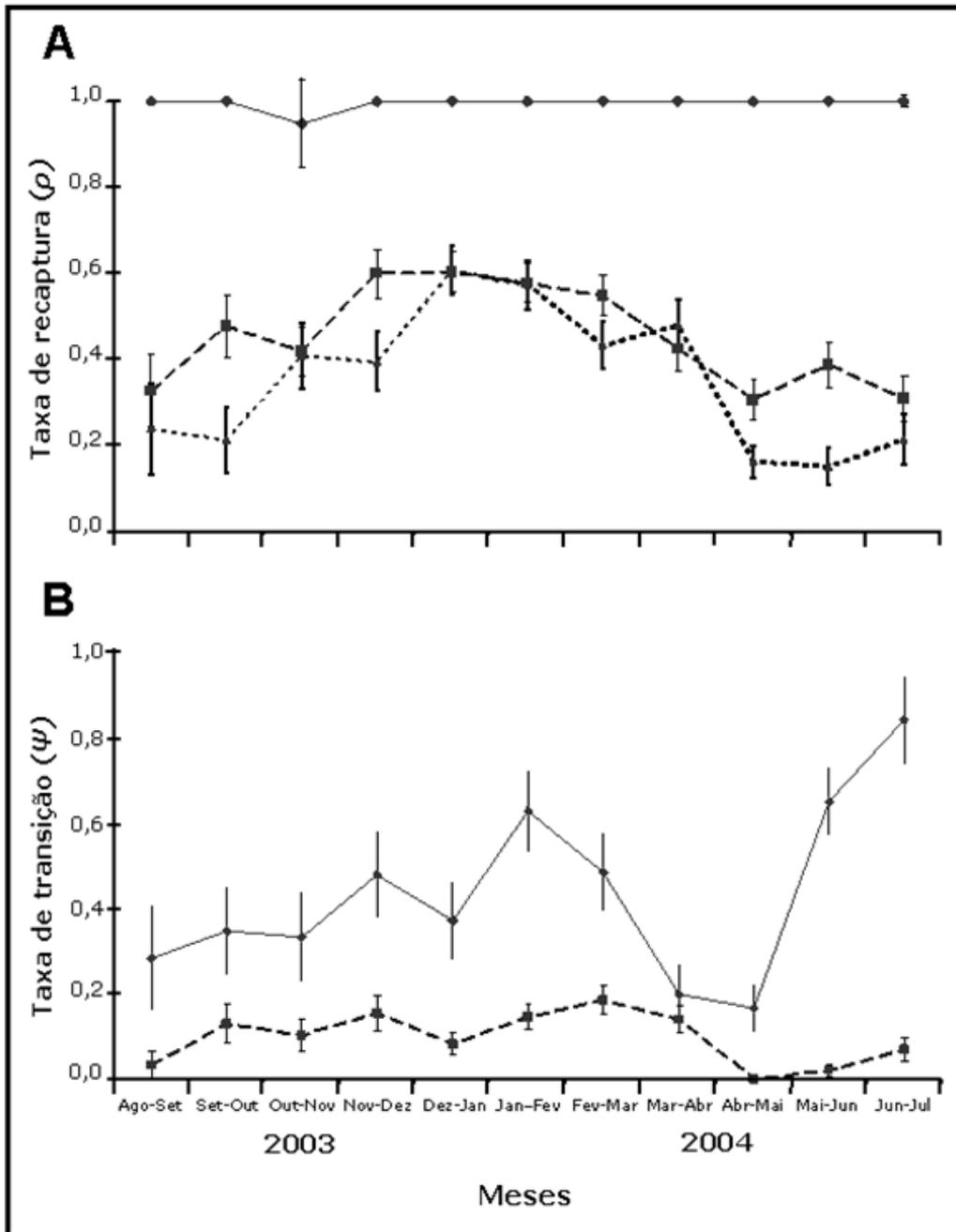
A estimativa da taxa de recaptura foi diferente para cada estado parental: (1) para os machos guardiões, ela variou pouco ao longo do período de estudo e manteve-se praticamente constante durante todo o ano (média  $\pm$  DP =  $0,99 \pm 0,01$ ; FIGURA 2.1A); (2) para os não-guardiões, essa taxa variou de 0,30 a 0,60 ao longo de todo o ano (média  $\pm$  DP =  $0,45 \pm 0,11$ ; FIGURA 2.1A), com um pico não muito claro entre os meses de novembro a abril, que corresponde à estação quente, decaindo a praticamente 0,30 em maio, início da estação fria (FIGURA 2.1A).

**TABELA 2.1.** Melhores modelos para descrever as taxas de sobrevivência ( $\phi$ ), recaptura ( $p$ ) e transição ( $\psi$ ) de um estado parental para outro (apenas para machos), para adultos do opilião *Iporangaia pustulosa*. A notação (.) indica que o parâmetro específico é constante ao longo do tempo, *tempo* indica que houve variação na taxa referida durante o período de estudo e *estado\_parental* indica que há influência do estado reprodutivo do macho sobre as taxas de sobrevivência, recaptura e transição. O  $AIC_c$  é o índice corrigido do critério de informação de Akaike para um dado modelo e  $\Delta AIC_c$  é a diferença entre o  $AIC_c$  do segundo melhor modelo o  $AIC_c$  do modelo mais parcimonioso.

	Melhor modelo	$AIC_c$	$\Delta AIC_c$	Número de parâmetros estimados
Fêmeas	$\phi_{(.)} P_{tempo}$	1474,14	8,4	12
Machos	$\phi_{estado\_parental} P_{estado\_parental+tempo} \psi_{estado\_parental+tempo}$	3676,85	21,01	46

A estimativa da taxa de transição também foi dependente do estado parental inicial dos machos: (1) para a transição do estado de guardião para não-guardião, a taxa variou de 0,17 a 0,84 (média  $\pm$  DP =  $0,44 \pm 0,21$ ; FIGURA 2.1B), apresentando um decréscimo marcado nos meses de fevereiro e março, permanecendo em valores muito baixos em abril e maio para, logo em seguida, aumentar rapidamente nos meses de junho e julho; (2) para a transição do estado de não-guardião para guardião, a taxa variou de 0 a 0,19 (média  $\pm$  DP =  $0,10 \pm 0,06$ ; FIGURA 2.1B) e apresentou valores muito baixos ao longo de todo o ano, decaindo praticamente a

zero no mês de maio e permanecendo próximo a este valor nos dois meses seguintes. Vale ressaltar que a taxa de transição do estado de guardião para não-guardião foi sempre maior do que a de transição de não-guardião para guardião.



**FIGURA 2.1.** Estimativa das taxas de (A) recaptura  $p$  (a linha sólida corresponde a machos guardiões, a linha tracejada corresponde a machos não-guardiões e a linha pontilhada corresponde a fêmeas) e (B) de transição  $\psi$  do estado parental dos machos (a linha sólida corresponde à transição do estado de guardião para o estado de não-guardião e a linha tracejada corresponde à transição do estado de não-guardião para o estado de guardião), para o opilião *Iporangaia pustulosa* durante o período de estudo no Parque Estadual Intervales, SP.

## 2.5. DISCUSSÃO

Dentre os artrópodes capazes de aumentar a sobrevivência de sua prole, o cuidado parental deve evoluir apenas quando os benefícios excederem os custos associados a este comportamento (Clutton-Brock, 1991). Em espécies com cuidado maternal, poucos estudos quantificaram a relação entre custos e benefícios, porém todos que o fizeram encontraram que os benefícios em termos de sobrevivência da prole invariavelmente excedem os potenciais custos em termos de diminuição na fecundidade das fêmeas e/ou aumento de sua mortalidade (Fink, 1986; Buzatto *et al.*, 2007). Os resultados encontrados aqui indicam que, em condições naturais, a sobrevivência dos machos de *Iporangaia pustulosa* é influenciada pelo comportamento de guarda dos ovos, pois o modelo mais parcimonioso inclui o efeito do estado parental dos machos sobre sua taxa de sobrevivência. Entretanto, ao contrário do que seria esperado pela teoria, os machos guardiões não sofreram aumento em sua mortalidade, mas sim apresentaram taxas de sobrevivência mais altas do que machos não-guardiões e fêmeas. Outro estudo de campo utilizando uma abordagem metodológica semelhante mostrou que o cuidado paternal na barata d'água *Abedus breviceps* não resulta em diferenças entre a longevidade de machos guardiões e não-guardiões (Munguía-Steyer & Macías-Ordóñez, 2007). Ambos os resultados contrastam com o custo em termos de sobrevivência frequentemente atribuído ao cuidado parental, que seria produzido por uma diminuição na aquisição de alimento e reposição de reservas energéticas, assim como pelo aumento na mortalidade dos indivíduos parentais durante o período de cuidado da prole (Williams, 1966; Trivers, 1972). A seguir, serão discutidos os seguintes pontos: (1) como os machos guardiões de *Iporangaia* lidam com as adversidades climáticas; (2) uma possível interpretação errônea das taxas de sobrevivência encontradas, devido ao deslocamento mais alto dos machos não-guardiões e das fêmeas; (3) o possível efeito da predação diferencial sobre indivíduos que se deslocam mais; e (4) as implicações biológicas das taxas de transição de um estado reprodutivo para o outro nos machos.

Machos guardiões de *Iporangaia* temporariamente abandonam suas desovas (veja item 1.4.4 no CAPÍTULO 1), o que provavelmente lhes permite encontrar comida e repor gastos energéticos despendidos com atividades parentais. Essas breves deserções podem também atenuar o estresse fisiológico e diminuir as chances de morrer enquanto cuidam de suas desovas durante os dias mais frios e secos do ano (entre junho e agosto), quando a temperatura no local de estudo pode chegar a menos de 5 °C. Assim, não existem razões para acreditar que machos guardiões sofram depleções alimentares radicais a ponto de aumentar suas chances de morrer ou que estejam mais expostos às adversidades climáticas do que machos não-guardiões. Entretanto, cuidar dos ovos deveria fazer com que machos guardiões se tornassem presas previsíveis no espaço e no tempo, uma vez que estes permanecem próximos a um mesmo sítio durante todo o período de cuidado, o que poderia aumentar sua taxa de mortalidade devido à ação de predadores de procura ativa. De fato, a taxa de recaptura obtida para machos guardiões foi de 100% para quase todos os meses amostrados, o que apóia a idéia de previsibilidade na ocorrência destes indivíduos na natureza. Porém, contrário ao que seria esperado, a taxa de recaptura mais alta dos machos guardiões aparentemente não representa uma maior exposição destes indivíduos à predação, uma vez que eles apresentam as taxas de sobrevivência mais altas. Fêmeas e machos não-guardiões, por outro lado, não permanecem no mesmo sítio por longos períodos e estão constantemente se movimentando na vegetação. Eles se deslocaram de maneira semelhante ao longo do transecto e, provavelmente por essa razão, suas taxas de recaptura também foram semelhantes e sempre mais baixas que as taxas dos machos guardiões.

Mesmo encontrando que as taxas de sobrevivência de machos não-guardiões e de fêmeas foram mais baixas que as de machos guardiões, não é possível determinar diretamente a partir das análises aqui apresentadas se o padrão obtido é realmente causado por mortalidade diferencial ou por dispersão dos indivíduos, pois as estimativas das taxas de sobrevivência não dependem apenas da probabilidade de sobrevivência, mas também da probabilidade dos indivíduos emigrarem permanentemente da área de estudo entre as ocasiões amostrais (White & Burnham, 1999; Williams *et al.*, 2002). Entretanto, os indivíduos de *Iporangaia* raramente se

movem para o interior da mata, concentrando seu deslocamento principalmente nas margens do riacho. Adicionalmente, o transecto T2, distante 50 m do transecto utilizado neste estudo (transecto T1), foi vistoriado por mais de três anos para realização de outros estudos (inclusive manipulações experimentais apresentadas em outros capítulos) e, durante esse período, nenhum indivíduo marcado no T1 foi encontrado nessa área adjacente. Dessa maneira, as baixas estimativas das taxas de sobrevivência de machos não-guardiões e de fêmeas de *Iporangaia* podem ser atribuídas a uma mortalidade mais alta desses indivíduos, descartando a possibilidade da dispersão.

Pressupondo que a predação é o processo responsável pelas diferenças encontradas nas taxas de sobrevivência, a pergunta que emerge é por que fêmeas e machos não-guardiões são mais atacados do que machos guardiões. Para as espécies de opiliões do sudeste brasileiro, os predadores de que se tem registro são sapos, pequenos mamíferos, aves, insetos e aranhas (Cokendolpher & Mitov, 2007). Metade das 18 espécies de predadores é formada por caçadores ativos (todos os vertebrados, uma espécie de percevejo e uma espécie de formiga) e 66,6% delas forrageiam principalmente no chão da mata, tornando difícil um possível encontro com indivíduos de *Iporangaia*, que vivem exclusivamente sobre a vegetação (Machado *et al.*, 2004). Por outro lado, todas as espécies que adotam a estratégia “senta-e-espera” (n = 9) são aranhas que capturam suas presas na vegetação ou na parede de cavernas. Assim, é razoável supor que os indivíduos de *Iporangaia* devem estar mais expostos a predadores de espreita do que a predadores de procura ativa. De fato, o único evento de predação presenciado no campo foi realizado por uma aranha da família Corinnidae (predador de espreita) que capturou um macho não-guardião na vegetação (veja figura 9.3a em Cokendolpher & Mitov, 2007). Em um estudo realizado com besouros do deserto (Tenebrionidae) na Namíbia, Polis e colaboradores (1998) demonstraram que os machos, que no caso são mais ativos durante o período reprodutivo por procurar parceiras sexuais, são capturados por predadores de espreita muito mais frequentemente do que as fêmeas, que são sedentárias. Em *Iporangaia*, as fêmeas e os machos não-guardiões estão constantemente procurando parceiros sexuais e/ou alimento e por isso apresentam

altos deslocamentos (até 81 m). Assim como os besouros do deserto, é possível que esses indivíduos estejam sob uma pressão de predação mais forte e tenham maiores chances de serem atacados pelos predadores do que os machos guardiões, que permanecem próximos a um local por longos períodos (até 3 meses).

A transição do estado de guardião para o de não-guardião foi consistentemente mais alta do que a transição do estado de não-guardião para o de guardião. Isso significa que, em qualquer momento do ano, existem mais machos perdendo suas desovas (independente se isso ocorre devido à predação de ovos ou à eclosão e dispersão das ninfas) do que machos adquirindo novas desovas. A variação em ambas as taxas parece estar relacionada à sazonalidade climática na área de estudo (FIGURA 2A). Durante os meses mais frios do ano (entre maio e setembro), os indivíduos estão menos ativos e permanecem a maior parte do tempo escondidos no musgo ou em cavidades naturais nos troncos, provavelmente protegidos das adversidades climáticas (veja item 1.5 no CAPÍTULO 1). A disponibilidade de alimento pode também ser mais baixa, fazendo com que o número de fêmeas ovígeras na população seja muito baixo nesse período do ano. Conseqüentemente, a probabilidade de qualquer macho obter uma cópula é mínima e a transição do estado de não-guardião para o de guardião é praticamente zero. Durante os meses mais quentes do ano (entre outubro e abril), existe um aumento marcado no padrão de atividade dos indivíduos (veja item 3.4.3 no CAPÍTULO 3) e, provavelmente, também na disponibilidade de alimento. A atividade reprodutiva se torna mais intensa e a probabilidade de adquirir cópulas aumenta para os machos. Entretanto, ao contrário do esperado, a transição do estado de não-guardião para o de guardião não apresenta um aumento nítido nesse período do ano. É possível que machos que já fornecem cuidado à prole são preferidos pelas fêmeas recebam a maioria das oviposições dessas novas fêmeas ovígeras disponíveis na população (Tallamy, 2000; 2001; Machado *et al.*, 2004; Machado & Macías-Ordóñez, 2007). De fato, as chances de um indivíduo guardião se manter como guardião de um mês para o outro, dado pela fórmula (1 menos a transição do estado de guardião para o estado de não-guardião), apresentam um aumento nítido entre fevereiro e abril, que são os meses de mais intensa atividade reprodutiva na população (veja item 1.4.1 no CAPÍTULO 1).

Este é o primeiro estudo para aracnídeos e o segundo para artrópodes comparando as taxas de sobrevivência de machos guardiões e não-guardiões em condições naturais de campo (veja Munguía-Steyer & Macías-Ordóñez, 2007). Os resultados obtidos aqui indicam que o cuidado paternal no opilião *I. pustulosa* não afeta negativamente a sobrevivência de machos guardiões. Ao contrário, machos que cuidam da prole apresentam taxas de sobrevivência mais altas quando comparados com machos não-guardiões e com fêmeas. Adicionalmente, dados de Machado e colaboradores (2004) claramente indicam que os machos possuem muitas oportunidades de cópula e guardam ovos de mais de uma fêmea simultaneamente. Diversas evidências indiretas sugerem que a guarda de ovos pode aumentar a atratividade de machos guardiões, permitindo-se concluir que o cuidado paternal em *I. pustulosa* apresenta custos excepcionalmente baixos em relação aos grandes benefícios para os machos guardiões.

## 2.6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson DR, Burnham KP (1999) Understanding information criterion for selection among capture-recapture or ring recovery models. *Bird Study* 46:14-21
- Burnham KP, Anderson DR (1998) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference. Springer Verlag, New York
- Burnham KP, Anderson DR, White GC, Brownie C, Pollock KH (1987). Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. *Am Fish Soc Mon* 5:1-437
- Buzatto BA, Requena GS, Martins EG, Machado G (2007) Effects of maternal care on the lifetime reproductive success of females in a neotropical harvestman. *J Anim Ecol* 76:937-945
- Choe JC, Crespi BJ (1997) The evolution of mating systems in insects and arachnids. Cambridge University Press, Cambridge
- Clutton-Brock TH (1991) The evolution of parental care. Princeton University Press, New Jersey
- Cokendolpher JC, Mitov PG (2007) Natural enemies. In Pinto-da-Rocha R, Machado G, Giribet G (eds) Harvestmen: The biology of Opiliones. Harvard University Press, Cambridge, pp 339-373
- Crowl TA, Alexander JE (1989) Parental care and foraging ability in male water bugs (*Belostoma flumineum*). *Can J Zool* 67:513-515
- Fink LS (1986) Costs and benefits of maternal behaviour in the green lynx spider (*Oxyopidae, Peucetia viridans*). *Anim Behav* 34:1051-1060
- Gilg MR, Kruse K (2003) Reproduction decrease life span in the giant waterbug (*Belostoma flumineum*). *Am Midl Nat* 149:306-319
- Gnaspini P (1996) Population ecology of *Goniosoma spelaeum*, a cavernicolous harvestman from south-eastern Brazil (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). *J Zool* 239:417-435
- Gundermann JL, Horel A, Roland C (1997) Costs and benefits of maternal care in a subsocial spider, *Coelotes terrestris*. *Ethology* 103:915-925
- Johnson JB, Omland KS (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 19:101-108
- Kight SL, Sprague J, Kruse KC, Johnson L (1995) Are egg-bearing male water bugs, *Belostoma flumineum* Say (Hemiptera: Belostomatidae), impaired swimmers? *J Kansas Entomol Soc* 68:468-470
- Lebreton JD, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR (1992) Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol Monogr* 62:67-118
- Machado G (2007) Maternal or paternal egg guarding? Revisiting parental care in triaenonychid harvestmen (Opiliones). *J Arachnol* 35:202-204
- Machado G, Oliveira PS (1998) Reproductive biology of the Neotropical harvestman *Goniosoma longipes* (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae): mating and oviposition behaviour, brood mortality, and parental care. *J Zool* 246:359-367

- Machado G, Macías-Ordóñez R (2007) Reproduction. In Pinto-da-Rocha R, Machado G, Giribet G (eds) Harvestmen: The biology of Opiliones. Harvard University Press, Cambridge, pp 414-454
- Machado G, Requena GS, Buzatto BA, Osses F, Rossetto LM (2004) Five new cases of paternal care in harvestmen (Arachnida: Opiliones): implications for the evolution of male guarding in the Neotropical family Gonyleptidae. *Sociobiology* 44:577-598
- Magnhagen C (1991) Predation risk as a cost of reproduction. *Trends Ecol Evol* 6:183-186
- Magrath MJL, Komdeur J (2003) Is male care compromised by additional mating opportunity? *Trends Ecol Evol* 18:424-430
- Maynard-Smith J (1977) Parental investment: a prospective analysis. *Anim Behav* 25:1-9
- Mora G (1990) Parental care in a neotropical harvestman, *Zygopachylus albomarginis* (Arachnida: Gonyleptidae). *Anim Behav* 39:582-593
- Munguía-Steyer R, Macías-Ordóñez R (2007) Is it risky to be a father? Survival assessment depending on sex and parental status in the waterbug *Abedus breviceps* (Hemiptera: Belostomatidae) using multistate modeling. *Can J Zool* 85:49-55
- Polis GA, Barnes JD, Seely MK, Henschel JR, Enders MM (1998) Predation as a major cost of reproduction in Namib desert tenebrionid beetles. *Ecology* 79:2560-2566
- Shine R (1980) "Costs" of reproduction in reptiles. *Oecologia* 46:92-100
- Shine R (1988) Parental care in reptiles. In: Gans C, Huey RB (eds) *Biology of the Reptilia*, vol. 16. Liss, New York, pp 275-330
- Smith RL (1976) Male brooding behavior of the water bug *Abedus herberti* (Hemiptera: Belostomatidae) *Ann Entomol Soc Am* 69:740-746
- Smith RL (1997) Evolution of paternal care in the giant water bugs (Heteroptera: Belostomatidae). In: Choe JC, Crespi BJ (eds) *The evolution of social behaviour in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 116-149
- Stegmann UE, Linsenmair KE (2002) Assessing the semelparity hypothesis: egg-guarding and fecundity in the Malaysian treehopper *Pyrgauchenia tristaniopsis*. *Ethology* 108:857-869
- Svensson I (1988) Reproductive costs in two sex-role reversed pipefish species (Syngnathidae). *J Anim Ecol* 57:929-942
- Tallamy DW (2000) Sexual selection and evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Anim Behav* 60:559-567
- Tallamy DW (2001) Evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Annu Rev Entomol* 46:139-165
- Tallamy DW, Brown WP (1999) Semelparity and the evolution of maternal care in insects. *Anim Behav* 57:727-730
- Tallamy DW, Denno RF (1982) Life-history trade-offs in *Gargaphia solani* (Hemiptera, Tingidae) — the cost of reproduction. *Ecology* 63:616-620
- Tallamy DW, Schaefer C (1997) Maternal care in the Hemiptera: ancestry, alternatives, and current adaptive value. In Choe JC, Crespi BJ (eds) *Social behavior in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 94-115

- Tallamy DW, Wood TK (1986) Convergence patterns in subsocial insects. *Annu Rev Entomol* 31:369-390
- Trivers RL (1972) Parental investment and sexual selection. In: Campbell B (ed) *Sexual selection and the descent of man*. Aldine Press, Chicago, pp 136-179
- White GC, Burnham KP (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:20-138
- Williams BK, Nichols JD, Conroy MJ (2002) *Analysis and management of animal populations*. Academic Press, San Diego
- Williams GC (1966) *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press, New Jersey
- Zink AG (2003) Quantifying the costs and benefits of parental care in female treehoppers. *Behav Ecol* 14:687-693

## CAPÍTULO 3

*Iporangaia pustulosa* (Arachnida: Opiliones) como organismo modelo para testar a hipótese de evolução do cuidado paternal via seleção sexual



### 3.1. RESUMO

Requena, Gustavo S. 2008. Evolução do cuidado paternal no opilião *Iporangaia pustulosa* (Arachnida: Opiliones): um teste da hipótese de evolução do cuidado paternal via seleção sexual. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG.

A hipótese mais recente sobre evolução do cuidado paternal em artrópodes considera o comportamento de guarda do ovos pelos machos como sendo um caráter sexualmente selecionado pelas fêmeas. Segundo essa hipótese, o comportamento paternal minimizaria os custos fisiológicos da guarda dos ovos pela fêmea, permitindo-a forragear logo após a oviposição. Além disso, o cuidado paternal forneceria um sinal honesto da qualidade do macho como protetor de ovos. Sendo assim, machos guardiões seriam preferidos por fêmeas e conseguiriam um número maior de cópulas do que aqueles que não cuidam. O objetivo deste capítulo foi testar, pela primeira vez e com dados de campo, cada uma das previsões dessa hipótese, utilizando como organismo modelo o opilião *Iporangaia pustulosa*. Os dados foram coletados no Parque Estadual Intervales, entre agosto de 2003 e abril de 2007. O padrão de maturação dos ovos no trato reprodutivo das fêmeas ovígeras dissecadas permitiu classificá-las como iteropáricas. A comparação entre a atividade de forrageamento de machos guardiões, machos não-guardiões e fêmeas demonstrou que o cuidado à prole impõe uma restrição alimentar aos indivíduos parentais e permite que as fêmeas se alimentem após a oviposição. Um estudo populacional de captura-marcação-recaptura estimou que as fêmeas são localmente abundantes no transecto estudado. A composição das desovas com ovos em vários estágios de desenvolvimento indica claramente que os machos têm muitas oportunidades de cópula e guardam ovos de várias fêmeas simultaneamente. Com o número de eventos de oviposição observados em cada desova, construiu-se uma distribuição de frequência mensal e, a partir de uma abordagem de modelos nulos, concluiu-se que os ovos aumentam a atratividade dos machos guardiões, uma vez que a probabilidade de uma fêmea copular e adicionar ovos à desova de um determinado macho é determinada pela quantidade prévia de fêmeas com as quais esse macho copulou. Entretanto, um experimento de remoção dos machos guardiões de suas desovas demonstrou que os machos não-guardiões não guardam ovos geneticamente não relacionados a eles. Assim, os resultados obtidos com *Iporangaia* não fornecem apoio para todas as predições propostas pela hipótese, uma vez que os machos não-guardiões canibalizaram ovos e permaneceram pouco tempo, sem exibir nenhum comportamento defensivo, junto a desovas desatendidas.

**Palavras-chave:** Evolução, forrageamento, Gonyleptidae, iteroparidade, razão sexual, sucesso reprodutivo.

### 3.2. INTRODUÇÃO

A hipótese mais recente sobre evolução do cuidado paternal em artrópodes considera o comportamento de guarda dos ovos pelos machos como sendo um caráter sexualmente selecionado pelas fêmeas (Tallamy, 2000; 2001). Segundo essa hipótese, as fêmeas prefeririam copular e deixar seus ovos aos cuidados de machos que já protegem uma desova a copular com machos que não cuidam de ovo nenhum. As principais previsões teóricas dessa nova hipótese são: (a) as fêmeas seriam iteropáricas; (b) o cuidado paternal permitiria que as fêmeas forrageassem logo após a oviposição; (c) as fêmeas seriam localmente abundantes; (d) haveria muitas oportunidades de cópula para os machos; (e) os machos poderiam guardar ovos de várias fêmeas simultaneamente; (f) os ovos aumentariam a atratividade dos machos e, (g) os machos estariam dispostos a guardar ovos geneticamente não relacionados a eles (Tallamy, 2000; 2001).

Existem duas hipóteses não mutuamente excludentes para explicar o mecanismo pelo qual machos guardiões seriam selecionados preferencialmente como parceiros sexuais pelas fêmeas, obtendo um número maior de cópulas do que machos que não cuidam da prole. Primeiramente, a preferência das fêmeas por machos guardiões poderia ser explicada pelo princípio da desvantagem (Zahavi, 1997). Evidências empíricas com espécies de baratas d'água sugerem que a mobilidade e as atividades de forrageamento dos machos guardiões são comprometidas pelo cuidado paternal (Crowl & Alexander, 1989; Smith, 1976; Kight *et al.*, 1995). Em vista desses custos, a presença de ovos no dorso de um macho guardião forneceria um sinal honesto da sua qualidade genética e/ou da sua qualidade como protetor de ovos. Assim, fêmeas que copulam com machos guardiões não receberiam apenas os benefícios diretos em aumentar a sobrevivência de seus filhotes, mas também adquiririam benefícios indiretos por copularem com machos de melhor qualidade. Dessa maneira, mesmo o cuidado paternal apresentando um custo muito alto para a sobrevivência dos machos guardiões, esse comportamento aumentaria o sucesso reprodutivo desses machos pela escolha preferencial das fêmeas (Tallamy, 2000; 2001).

O cuidado paternal também poderia minimizar os custos fisiológicos da guarda dos ovos pela fêmea, permitindo-a forragear após a oviposição. Em espécies cujas fêmeas são capazes de produzir novas desovas, verificou-se que o comportamento maternal tem um efeito negativo sobre a produção de ovos adicionais, reduzindo a fecundidade global dessas fêmeas (e.g. Tallamy & Denno, 1982; Fink, 1986; Gundermann *et al.*, 1997; Tallamy & Schaefer, 1997; Stegmann & Linsenmair, 2002; Zink, 2003; Buzatto *et al.*, 2007). Portanto, em espécies iteropáricas, o cuidado maternal deve constituir uma estratégia extremamente custosa para as fêmeas, por atrasar seu esforço reprodutivo subsequente e diminuir seu forrageamento (Tallamy & Brown, 1999). Entretanto, o potencial reprodutivo dos machos é menos afetado pela redução da atividade de forrageamento promovida pelas atividades parentais. Embora alguns machos não estejam livres de custos, como espécies nas quais os machos oferecem presentes nupciais às fêmeas (e.g., Gwynne, 1982), a produção de gametas masculinos e de outros produtos seminais é mais barata energeticamente do que os gametas femininos (Parker *et al.*, 1972). Assim, a preferência das fêmeas por machos guardiões poderia ser explicada porque fêmeas que copulam com machos guardiões poderiam continuar a se alimentar e a alocar energia na produção de mais ovos, aumentando sua fecundidade global sem nenhum prejuízo à sobrevivência da prole (hipótese do aumento da fecundidade, Maynard-Smith, 1982).

Segundo o modelo de Maynard-Smith (1977), que considera apenas a seleção natural como a força dirigindo a evolução das diferentes estratégias de investimento parental, os machos deveriam desertar e não cuidar da prole quando a probabilidade de adquirir uma nova cópula é muito alta. Entretanto, os dados disponíveis para as várias espécies de artrópodes com cuidado paternal mostram que, mesmo existindo muitas oportunidades para os machos obterem novas cópulas, eles permanecem junto à prole (TABELA 1). Embora se contraponha com a previsão do modelo, esse cenário seria possível caso as fêmeas preferissem copular com machos que cuidam da prole, sendo a estratégia de permanecer junto aos ovos a melhor para aumentar o sucesso reprodutivo dos machos (Tallamy, 2000; 2001). Nesse caso, a alta taxa de encontro entre os indivíduos dos dois sexos geraria um cenário propício à

promiscuidade dos machos, com muitas oportunidades de cópulas para eles, mesmo permanecendo parados sobre os ovos cuidando da prole. Essa grande quantidade de oportunidades de cópulas para os machos pode ser produzida caso: (1) as fêmeas sejam iteropáricas, uma vez que a iteroparidade permite que elas copulem repetidamente e oviponham continuamente ao longo de um intervalo de tempo maior do que fêmeas semélparas (Cole, 1954); (2) exista uma abundância relativamente alta de fêmeas na população; (3) as fêmeas não estejam impedidas de copular por estarem cuidando da prole (Emlen & Oring, 1977). Tallamy (2000; 2001) propõe que seria necessária uma taxa de encontro tão alta entre os machos e fêmeas que todos esses fatores deveriam ocorrer simultaneamente na população para que o cuidado paternal evoluísse via seleção sexual.

Ainda segundo a hipótese de Tallamy (2000; 2001), a avaliação dos machos pelas fêmeas seria feita frente ao cuidado de ovos prévios que os machos guardiões já guardam. Assim, as primeiras fêmeas a acasalar na estação devem enfrentar o dilema de não conseguir acessar a qualidade dos machos devido ao fato de nenhum deles ainda guardar nenhum ovo. Entretanto, a partir do momento que um macho conseguisse sua primeira desova, as próximas fêmeas a encontrá-lo prefeririam depositar seus ovos com esse macho guardião, já que ele sinalizaria ser capaz de cuidar de seus ovos. Dessa maneira, seria imprescindível para a evolução do cuidado paternal que os ovos aumentassem a atratividade dos machos guardiões, assim como que esses machos fossem capazes de cuidar de ovos de diversas fêmeas simultaneamente, exibindo-se para novas fêmeas e conseguindo adicionar os ovos delas às suas desovas múltiplas. Além disso, como o sucesso reprodutivo dos machos seria determinado pela posse de pelo menos uma desova, os machos que não guardassem uma desova estariam dispostos a cuidar de ovos não relacionados geneticamente a eles, uma vez que ao, fazer isso, aumentariam muito a probabilidade de copular com uma fêmea.

Apesar dos dados disponíveis para a maioria das espécies de artrópodes com cuidado paternal fornecerem apoio para algumas das previsões propostas por Tallamy (2000; 2001; TABELA 1), a hipótese de evolução do cuidado paternal via seleção sexual não foi formalmente testada até o momento. Como duas das previsões da hipótese de Tallamy (2000; 2001) já foram confirmadas por observações de campo apresentadas no CAPÍTULO 1 desta dissertação (previsões “d” e “e”), o principal objetivo deste capítulo foi avaliar cada uma das outras previsões em uma população natural do opilião *Iporangaia pustulosa*. Para isso, foram realizados experimentos de campo e observações naturalísticas associadas a uma abordagem de modelos nulos. Se o comportamento parental exibido pelos machos de *I. pustulosa* evoluiu sob pressão de seleção sexual, espera-se a confirmação de todas as previsões da hipótese.

### **3.3. MATERIAL E MÉTODOS**

#### **3.3.1. Dissecção de fêmeas**

De acordo com a maneira como as fêmeas maturam os ovos em seus tratos reprodutivos, pode-se inferir o padrão reprodutivo e o modo de reprodução da espécie em questão. O padrão de iteroparidade é encontrado quando as fêmeas distribuem o esforço reprodutivo ao longo da vida, maturando seus ovos continuamente no trato reprodutivo. Já o padrão de semelparidade é encontrado em situações em que as fêmeas concentram o esforço reprodutivo em um determinado momento, maturando todos os seus ovos de uma só vez (Fritz *et al.*, 1982). Para avaliar a previsão (a) da hipótese de evolução do cuidado paternal via seleção sexual, 25 fêmeas de *I. pustulosa* foram dissecadas para observação do padrão de maturação de seus ovos. A classificação dos ovócitos foi realizada baseada em tamanho, coloração e posição no trato reprodutivo das fêmeas. Foram considerados ovócitos maduros somente aqueles localizados no terço final do ovário, com diâmetro > 1,0 mm e com coloração amarelada (conforme Machado *et al.*, 2004). Todos os outros ovócitos foram considerados como imaturos. Em seguida, as fêmeas foram classificadas como: (1) iteropáricas, caso fossem encontrados ovócitos em diferentes estágios de maturação; ou (2) semélparas, caso todos os ovócitos fossem encontrados em um mesmo estágio de maturação.

#### **3.3.2. Quantificação das atividades de forrageamento**

Para verificar se o estado parental dos machos influencia a frequência com que eles se alimentam, o número de machos guardiões e não guardiões observados se alimentando entre agosto de 2003 e julho de 2005 foi comparado através de um teste de qui-quadrado de aderência. Os valores esperados foram gerados a partir da quantidade total de machos observados em cada um desses estados parentais. Como machos guardiões ficam mais tempo parados na vegetação cuidando de suas desovas, espera-se que esse comportamento restrinja seu tempo disponível para procurar ativamente alimento. Portanto, machos guardiões devem ser observados comendo com uma frequência menor do que machos não guardiões.

Como foram encontrados poucos machos guardiões se alimentando ( $n = 2$ ; veja RESULTADOS), para avaliar a previsão (b) da hipótese de evolução do cuidado paternal via seleção sexual, os dados sobre forrageamento obtidos durante o mesmo período de amostragem foram comparados entre machos não guardiões e fêmeas através de uma análise de co-variância (ANCOVA). O objetivo desse teste foi investigar se fêmeas forrageiam com frequência similar à dos machos que não estão comprometidos com atividades parentais. A variável independente numérica foi o número de indivíduos observados na população em cada mês de amostragem e a variável independente categórica foi o sexo dos indivíduos. A variável dependente foi o número de indivíduos observados se alimentando a cada mês. Se as fêmeas podem continuar forrageando após a oviposição, assim como machos que não estão comprometidos com atividades parentais, espera-se que ambos os indivíduos comam todos os itens alimentares que encontrarem e, dessa forma, a inclinação da reta que descreve a relação entre o número de indivíduos na população e o número de indivíduos se alimentando em cada mês deve ser similar para fêmeas e machos não guardiões.

Todos os itens alimentares coletados foram classificados em duas categorias: móveis ou imóveis. Essa distinção foi feita de acordo com a integridade do item alimentar, de modo que presas apresentando claros sinais de decomposição foram consideradas como tendo sido capturadas mortas e, conseqüentemente, foram classificadas como itens imóveis. Na categoria de itens imóveis também foram incluídos itens como ovos, fezes e material vegetal. A quantidade de itens móveis e imóveis capturados para cada sexo foi comparada através de um teste exato de Fisher. Além disso, todo o material coletado foi secado em uma estufa a 60 °C por 4 h e, em seguida, pesado em uma balança digital com precisão de 0,01 mg. Devido à baixa frequência de itens alimentares coletados para os machos guardiões, as análises descritas a seguir foram realizadas apenas entre fêmeas e machos não guardiões. Como os dados sobre a massa seca dos itens capturados pelos indivíduos de *I. pustulosa* não apresentaram uma distribuição normal (mesmo após transformações), a comparação entre fêmeas e machos não guardiões foi feita através do teste não paramétrico de Mann-Whitney (Sokal & Rohlf, 1969). A previsão é que, como machos

não guardiões se deslocam tanto quanto fêmeas em busca de alimento (veja item 2.4 no CAPÍTULO 2), a frequência de itens móveis e imóveis em suas respectivas dietas deve ser semelhante, assim como a massa dos itens coletados.

### 3.3.3. Estimativa da abundância populacional

Para avaliar a previsão (c) da hipótese de evolução do cuidado paternal via seleção sexual, foi realizado um estudo de ecologia populacional com *I. pustulosa* entre agosto de 2003 e julho de 2004. A abundância de machos e de fêmeas em cada mês do período de estudo foi estimada com modelos de populações fechadas, a partir dos dados de captura-marcação-recaptura obtidos durante os dias de amostragem de cada mês. Os modelos de populações fechadas são baseados na suposição de que a população é fechada geograficamente e demograficamente, ou seja, não há entrada (imigração e nascimento) nem saída (emigração e morte) de indivíduos na população durante o período de amostragem (Otis *et al.*, 1978; Pollock *et al.*, 1990).

A hipótese nula de que as populações de machos e fêmeas de *I. pustulosa* podem ser consideradas fechadas foi testada em cada mês do período de estudo através de testes de adequação-de-ajuste implementados pelo programa CAPTURE (Otis *et al.*, 1978; White *et al.*, 1982). Para este teste, os dados obtidos durante cada período do dia de amostragem foram agrupados de modo a gerar uma única ocasião amostral por dia e quatro dias de recaptura por mês. Nos meses em que a hipótese nula foi rejeitada, o teste de adequação foi realizado novamente, porém num período de tempo mais curto, no qual a população pudesse ser considerada fechada. Nesses casos, as ocasiões amostrais foram cada período do dia (manhã, tarde e noite) dos dois primeiros dias de captura apenas, completando um total de seis amostragens por mês.

Os modelos de populações fechadas diferem entre si na maneira pelas quais as probabilidades de captura são modeladas (veja Otis *et al.*, 1978; Pollock *et al.*, 1990). No modelo nulo,  $M_0$ , as probabilidades de captura são iguais para todos os indivíduos em cada ocasião amostral e não variam com o tempo. Três modelos incorporam em suas estatísticas a possibilidade de haver diferenças nas

probabilidades de captura: 1) modelo  $M_t$ , com probabilidades de captura que podem variar com o tempo; 2) modelo  $M_b$ , com probabilidades de captura que podem variar devido a fatores comportamentais, podendo aumentar ou diminuir após a primeira captura de um animal; 3) modelo  $M_h$ , com probabilidades de captura que podem variar entre os indivíduos devido a características intrínsecas do indivíduo, como sexo e idade. Outros quatro modelos ainda mais complexos são combinações desses modelos, tais como  $M_{th}$ ,  $M_{tb}$ ,  $M_{thb}$ ,  $M_{tbh}$  (Otis *et al.*, 1978; Pollock *et al.*, 1990).

A seleção do modelo de população fechada que melhor se ajustou aos dados de cada mês foi feita por testes de adequação-de-ajuste e de razão de verossimilhança implementados pelo programa CAPTURE (White *et al.*, 1982). A estimativa da abundância populacional de machos e fêmeas foi obtida pelo estimador do modelo selecionado para cada mês utilizando o programa CAPTURE (White *et al.*, 1982). A partir das estimativas mensais dos tamanhos populacionais de machos e fêmeas de *I. pustulosa*, a razão sexual, definida aqui como a quantidade de fêmeas dividida pela quantidade de machos na população, foi comparada dentro de cada mês através de um teste de qui-quadrado de aderência, assumindo como hipótese nula uma proporção de 1:1 entre os sexos.

#### **3.3.4. Avaliação da atratividade dos machos**

Para avaliar a previsão (f) da hipótese de evolução do cuidado paternal via seleção sexual, foi utilizada uma abordagem de modelos nulos, segundo a qual, o valor de uma determinada métrica para o sistema de interesse é estimado a partir dos dados amostrados no campo. Em seguida, esse valor é comparado ao predito por modelos estocásticos que simulam diferentes processos ecológicos e o modelo que melhor reproduz os dados de campo é selecionado (Gotelli & Graves, 1996). Entre agosto de 2003 e maio de 2005, foram identificadas e fotografadas 307 desovas, o que gerou um acervo de cerca de 1.110 fotografias digitais. Para estabelecer o número de ovos nas desovas, foi realizada uma análise mais refinada com essas fotografias, fazendo-se distinção entre os seus diferentes estágios de desenvolvimento embrionário (cf. protocolo descrito no item 1.3.1 no CAPÍTULO 1). Esses estágios devem corresponder a diferentes eventos de oviposição e podem fornecer

informações sobre o número de fêmeas com que cada macho copulou (veja item 1.5 no CAPÍTULO 1). Para cada desova, foram tiradas duas fotos por mês, uma em cada momento da viagem (na primeira vez que se encontrou a desova e no último período de procura da mesma viagem), e foi considerada apenas aquela com a maior quantidade de eventos de oviposição por mês. Como algumas desovas apresentavam espaços vazios entre os ovos, provavelmente produzidos pela eclosão das ninfas, desovas nessa condição foram desconsideradas das análises por não ser possível determinar com precisão o número total de ovos ou o número de oviposições.

O número de oviposições em cada desova foi usado para construir uma distribuição de frequência mensal do número de eventos de oviposição na população. Essa distribuição foi usada para estimar a probabilidade de se encontrar um macho cuidando do número máximo de oviposições que foi registrado para a população naquele mês. Como o tempo de duração da desova muitas vezes foi maior do que o intervalo entre viagens consecutivas (veja item 1.4.3 no CAPÍTULO 1), a mesma desova podia ser encontrada em mais de uma viagem, sendo considerada como um ponto independente em cada mês para a construção da distribuição de frequência mensal. Estudos teóricos já demonstraram que essa métrica é útil para selecionar diferentes modelos, especialmente para sistemas nos quais o número de estados (no caso, diferentes eventos de oviposições em cada desova) é pequeno (Guimarães *et al.*, 2005). Além disso, o número máximo de oviposições é uma medida bastante apropriada para quantificar o sucesso reprodutivo dos machos, pois este número está fortemente correlacionado com o número total de ovos nas desovas (veja item 1.4.2 no CAPÍTULO 1). Portanto, os valores observados para a probabilidade de se encontrar um macho com o número máximo de oviposições em um dado mês foram usados para selecionar entre três diferentes modelos:

- *Anexo aleatório*: qualquer macho pode receber uma desova adicional com probabilidade constante  $P(x_i)=1/N$ , onde  $P(x_i)$  é a probabilidade do macho  $i$  obter um novo evento de oviposição e  $N$  é o número de machos amostrados em um dado mês. Esse modelo considera que não existe seleção de parceiros sexuais por parte das fêmeas, sendo a probabilidade de um macho obter um

novo evento de oviposição dependente apenas da quantidade de outros machos na população em um determinado mês.

- *Anexo por qualidade do macho*: a probabilidade de um macho receber a próxima desova é  $P(x_i) = r_i / \sum_{j=1}^N r_j$ , onde  $r_i$  é o tamanho do macho  $i$  (avaliado como o comprimento do fêmur IV e o comprimento do escudo dorsal) e  $j$  é a quantidade de machos guardiões em cada mês. Em várias espécies, o tamanho do macho é uma característica sexualmente selecionada que pode influenciar sua atratividade, sua capacidade de defender recursos reprodutivos, sua habilidade de repelir outros machos e também sua eficácia na defesa da prole (Andersson, 1994). Por essa razão, o tamanho será usado aqui como um preditor da atratividade dos machos para as fêmeas. Entretanto, deve-se notar que esse modelo pressupõe que machos maiores possuem um maior número de desovas. Portanto, esse pressuposto foi testado através de regressões lineares em cada mês amostrado antes das simulações serem realizadas.
- *Anexo preferencial*: a probabilidade de um macho receber a próxima desova é  $P(x_i) = k_i / \sum_{j=1}^N k_j$ , onde  $k_i$  é o número de desovas  $i$ . Esse último modelo deriva da hipótese de Tallamy (2000; 2001), segundo a qual a probabilidade de um macho obter um novo evento de oviposição aumenta de acordo com o número de oviposições que ele já está cuidando.

Devido a uma restrição analítica, as simulações foram realizadas somente para os meses nos quais 15 ou mais machos guardiões foram encontrados na população. A base de comparação entre os modelos, para se verificar qual deles reproduz melhor os dados observados, foi a probabilidade de se encontrar machos guardiões com uma quantidade de eventos de oviposição igual ou maior ao número máximo observado. Para cada modelo foi calculada a razão entre a probabilidade observada e a predita pelo modelo (probabilidade maior/probabilidade menor), considerando que quanto mais próximo do valor 1 for essa razão, mais próximo do valor observado em campo é o valor predito pelo modelo e melhor o modelo reproduz os dados observados.

### 3.3.5. Experimento de campo

Para avaliar a previsão (g) da hipótese de evolução do cuidado paternal via seleção sexual, foi conduzido um experimento de campo no qual machos guardiões foram removidos de suas desovas. Foram removidos 18 machos no mês de dezembro de 2006 e 10 machos no mês de janeiro de 2007. As desovas experimentais foram acompanhadas por um período de 13 e nove dias consecutivos, respectivamente. Essas desovas foram monitoradas em intervalos regulares de 2 h ao longo do dia, entre o período de 08:00 à 00:00 h. Em cada turno de observação, foram registrados a presença, o tempo de permanência e o comportamento de co-específicos (machos e fêmeas) sobre as desovas desprotegidas. Para controlar um possível efeito do tamanho da desova sobre o comportamento dos visitantes, a quantidade de ovos em cada desova experimental foi manipulada no primeiro dia do experimento, de modo que todas contivessem 70 ovos. Além disso, uma vez ao dia, os ovos removidos das desovas com mais de 70 ovos foram adicionados àquelas desovas que tiveram alguns ovos predados durante o tempo de exposição.

Todos os co-específicos encontrados junto às desovas desatendidas receberam marcas individuais com tinta para aeromodelismo, de maneira sutil para não interferir em seu comportamento. De acordo com a teoria de evolução do cuidado paternal via seleção sexual, espera-se que o comportamento de machos e de fêmeas frente a desovas não guardadas seja marcadamente diferente. Os machos que visitarem desovas desatendidas devem permanecer um longo período sobre os ovos (várias horas ou dias), sem canibalizá-los. Além disso, devem exercer comportamentos defensivos perante eventuais predadores de ovos, mesmo não sendo geneticamente relacionados à prole. Ao contrário, as fêmeas que encontrarem desovas desatendidas devem permanecer pouco tempo sobre os ovos (minutos ou poucas horas), canibalizando muitos deles. Essas fêmeas não devem exibir nenhum comportamento de defesa contra eventuais predadores de ovos.

O número de machos e de fêmeas que comeram ou não comeram ovos das desovas experimentais em qualquer uma de suas visitas foi comparado através de um teste exato de Fisher (Sokal & Rohlf, 1969). Para a comparação do número de ovos consumidos entre machos e fêmeas usou-se o total de ovos predados por indivíduo. Para a comparação entre o tempo que machos e que fêmeas permaneceram sobre as desovas desatendidas (potencialmente protegendo-as), foram utilizadas apenas as observações em que nenhum ovo foi consumido. Todas as observações desse experimento foram do tipo focal, com registro contínuo do comportamento dos indivíduos (cf. Martin & Bateson, 1986) até eles se afastarem da desova por mais de 30 cm. Caso os indivíduos não se movimentassem por mais de 17 minutos, eles foram considerados como “guardadores” e acompanhados no turno de observação seguinte. Quando o mesmo indivíduo foi encontrado sobre a desova em turnos consecutivos, foi considerado que ele permaneceu nesse local durante todo o período entre os dois turnos. Quando o indivíduo abandonou a desova menos de um minuto após o início da observação, esse dado foi descartado pela possibilidade do observador ter interferido em seu comportamento. Como alguns indivíduos visitaram uma desova desatendida várias vezes, usou-se o tempo de duração de cada visita como um ponto independente para as análises. As comparações entre machos e fêmeas em relação ao número de ovos consumidos e ao tempo de permanência sobre as desovas foram realizadas utilizando testes não paramétricos de Mann-Whitney (Sokal & Rohlf, 1969).

## 3.4. RESULTADOS

### 3.4.1. Iteroparidade vs. semelparidade

O número médio de ovócitos maduros encontrado nos ovários das fêmeas dissecadas foi de  $23,9 \pm 10,3$  e variou de cinco a 48. Além disso, as fêmeas possuíam um número muito grande ( $> 100$ ) de ovócitos imaturos (em diversos estágios de maturação) em seus ovários. Portanto, as fêmeas de *I. pustulosa* podem ser classificadas como iteropáricas, uma vez que maturam seus ovos continuamente ao longo do trato reprodutivo e, provavelmente, distribuem seu esforço reprodutivo ao longo do tempo.

### 3.4.2. Atividade de forrageamento

O número de machos guardiões encontrados se alimentando foi menor do que seria esperado ao acaso pela sua proporção na população, assim como o número de machos não guardiões encontrados se alimentando foi maior do que seria esperado ( $\chi^2 = 10,021$ ; g.l. = 1;  $p = 0,003$ ; FIGURA 3.1). A inclinação da reta que descreve a relação entre o número de fêmeas na população e o número de fêmeas se alimentando em cada mês não é significativamente diferente da inclinação da reta que descreve a relação entre o número de machos não guardiões na população e o número de machos não guardiões se alimentando em cada mês (ANCOVA,  $F_{(1, 23)} = 2,661$ ;  $p = 0,117$ ; FIGURA 3.2). Adicionalmente, não foi encontrada diferença na proporção de itens móveis e imóveis capturados por fêmeas e por machos não guardiões (teste exato de Fisher,  $p = 0,538$ ; FIGURA 3.3), nem na massa seca dos itens alimentares capturados pelos indivíduos de ambos os sexos ( $U = 1035,50$ ;  $p = 0,767$ ; FIGURA 3.4).

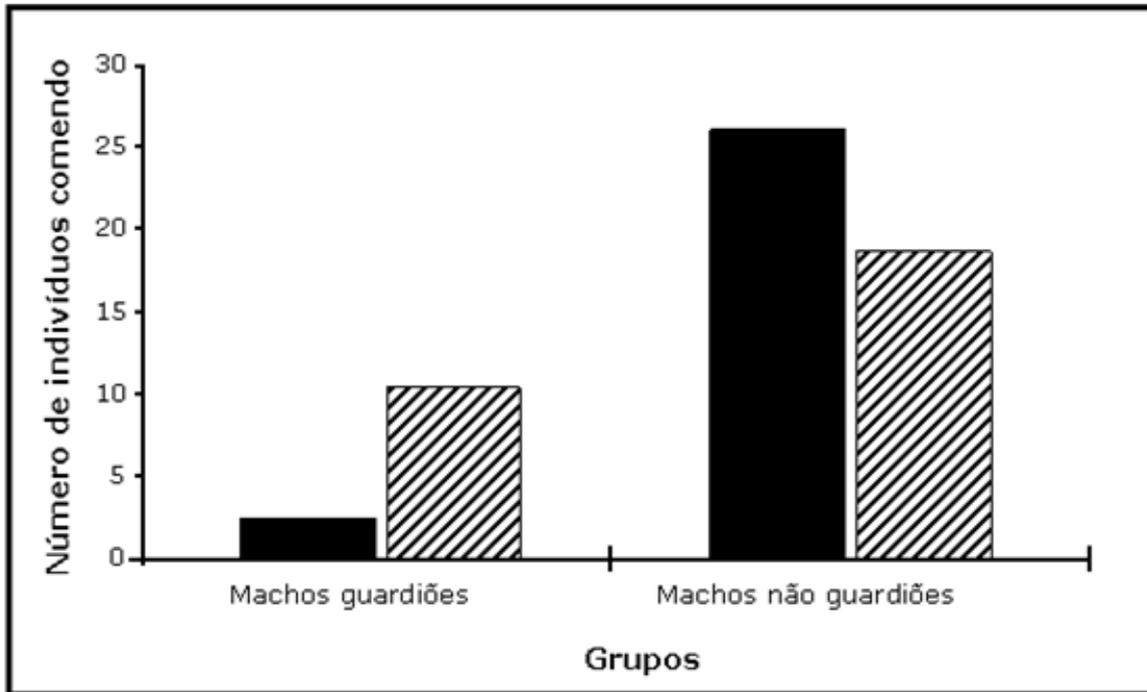


FIGURA 3.1. Comparação entre o número de machos guardiões e machos não guardiões de *Iporangaia pustulosa* observados se alimentando (barras pretas) e o número esperado de acordo com a proporção desses machos na população (barras hachuradas).

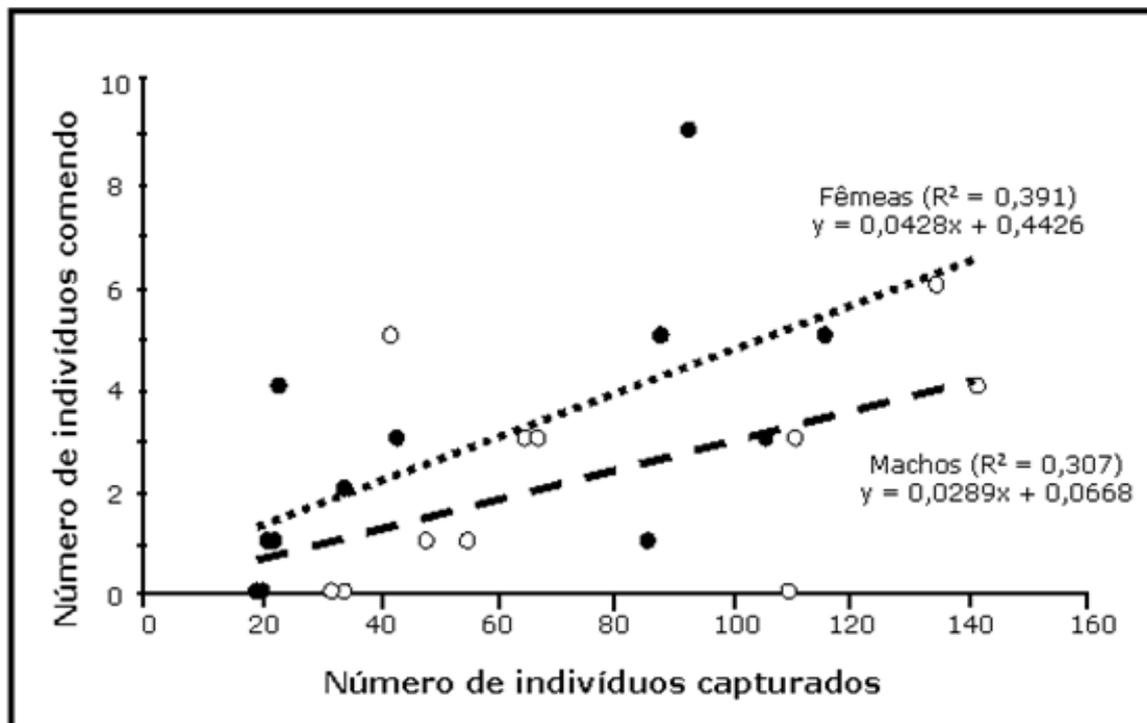


FIGURA 3.2. Relação entre o número de indivíduos de *Iporangaia pustulosa* na população e o número de indivíduos de cada sexo se alimentando. A linha pontilhada e os pontos pretos representam as fêmeas, e a linha tracejada e os pontos brancos, os machos não-guardiões.

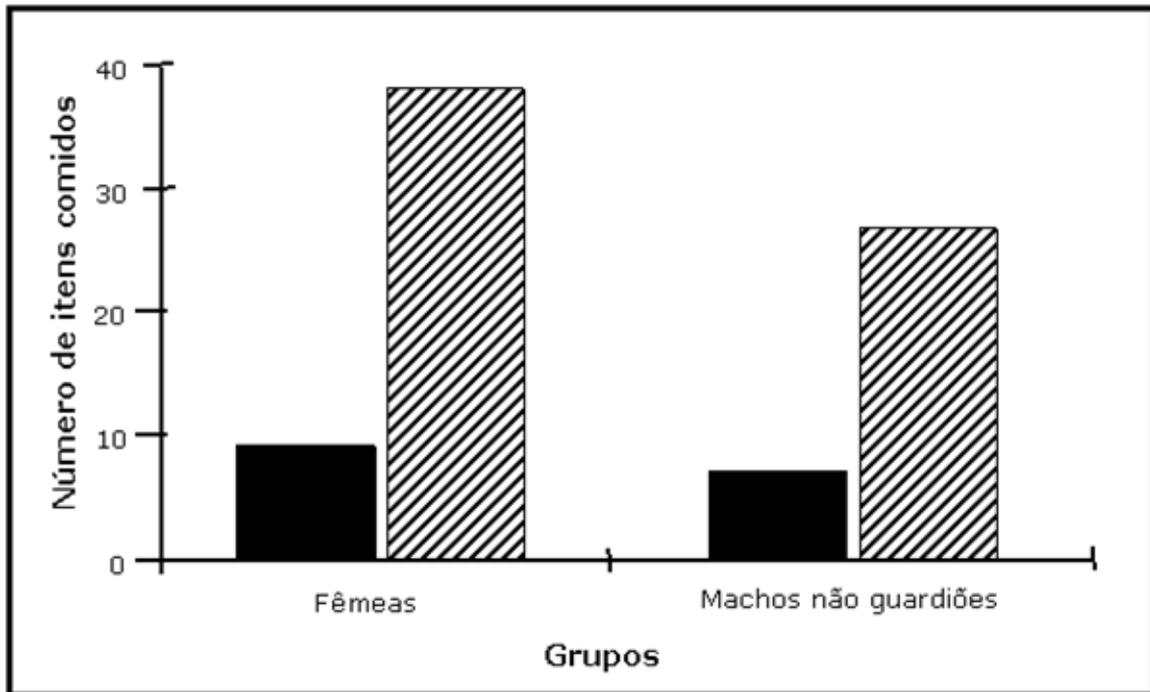


FIGURA 3.3. Comparação entre o número de itens móveis (barras pretas) e itens imóveis (barras hachuradas) capturados por fêmeas e machos não guardiões de *Iporangaia pustulosa*.

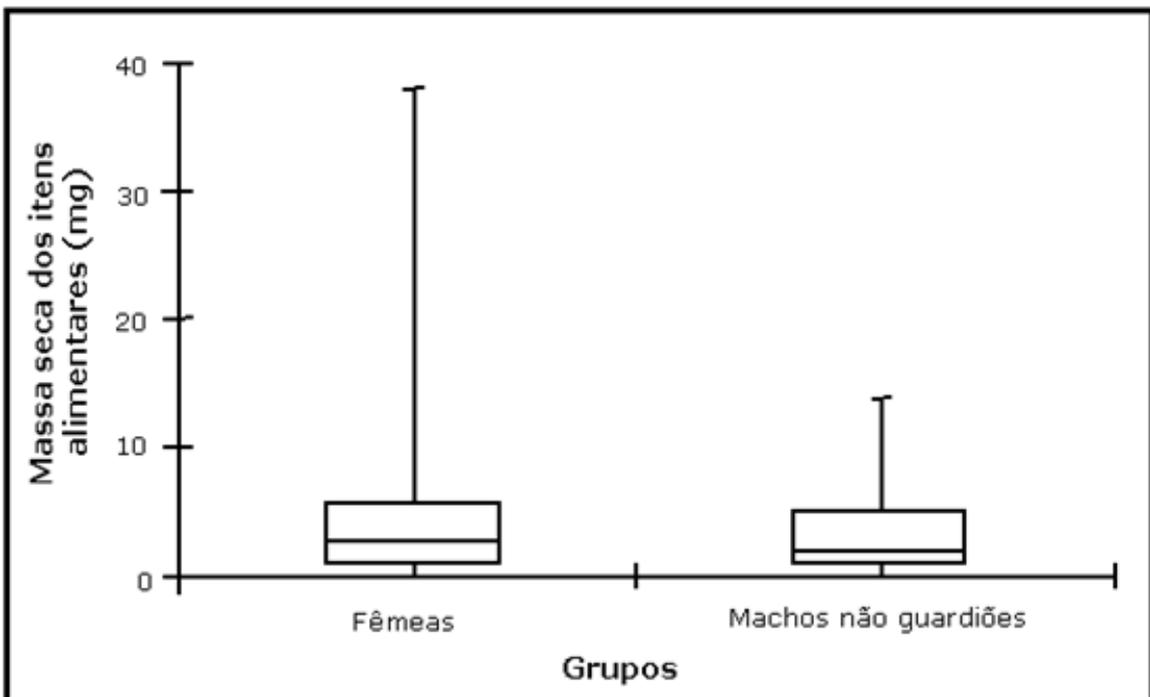


FIGURA 3.4. Comparação das massas secas dos itens alimentares capturados por fêmeas e machos não guardiões de *Iporangaia pustulosa*.

### 3.4.3. Abundância local de fêmeas

No período de agosto de 2003 a julho de 2004 registrou-se um total de 5.169 capturas e recapturas referentes a 863 indivíduos de *I. pustulosa*, sendo 59% deles machos e 41% fêmeas. A população de fêmeas se comportou como sendo “fechada”, ou seja, sem nascimentos, mortes ou migrações, em quase todos os meses do período de estudo, exceto no mês de janeiro de 2004 (TABELA 3.1). Entretanto, quando a análise foi refeita utilizando-se os períodos (manhã, tarde e noite) dos dois primeiros dias de amostragem, a hipótese nula de fechamento da população foi aceita. No caso dos machos, a hipótese nula de fechamento da população foi rejeitada em sete dos 12 meses de amostragem, quando considerados os dias como ocasiões amostrais. Ao refazer a análise utilizando-se os períodos, a hipótese nula de fechamento da população foi aceita em seis dos sete casos mencionados anteriormente (TABELA 3.1). Sendo assim, foram realizadas 64 ocasiões amostrais secundárias para estimar o tamanho da população de machos e apenas 46 para estimar o de fêmeas.

O modelo  $M_{Ih}$ , que é baseado na premissa de que as probabilidades de captura variam entre os indivíduos, foi o mais apropriado para descrever a população de machos em 10 dos 12 meses estudados (TABELA 3.1). Nos outros dois meses, nos quais a população de machos não pôde ser descrita por este modelo, os modelos que melhor descreveram a população foram o  $M_t$  e o  $M_{bh}$  (TABELA 3.1). No caso da população de fêmeas, em um dos meses estudados (julho de 2004) não foi possível estimar o seu tamanho populacional, uma vez que dentre os 19 indivíduos encontrados não houve nenhuma recaptura. Com relação aos modelos de população fechada, os que melhor descreveram a população foram o  $M_o$ , o  $M_t$ ,  $M_{bh}$  e o  $M_{Ih}$  (TABELA 3.1).

**TABELA 3.1.** Estimativas da abundância populacional mensal de machos e fêmeas de *Iporangaia pustulosa* no Parque Estadual Intervales entre agosto de 2003 e julho de 2004. As estimativas foram feitas com os modelos que ajustaram melhor os dados de cada mês. EP = erro padrão; IC95% = intervalo de confiança de 95%. O asterisco indica o mês em que a hipótese nula de fechamento da população foi rejeitada.

Mês	Modelo	Estimativa	EP	IC95% Inferior	IC95% Superior	Ocasões amostrais secundárias
<b>Machos</b>						
Agosto	$M_t$	56	4,77	51	70	Períodos
Setembro	$M_{bh}$	91	18,2	73	154	Dias
Outubro	$M_h$	138	18,6	110	184	Períodos
Novembro*	$M_h$	126	17	102	170	Períodos
Dezembro	$M_h$	226	23,5	188	280	Períodos
Janeiro	$M_h$	230	19,6	199	277	Períodos
Fevereiro	$M_h$	307	28,3	262	373	Períodos
Março	$M_h$	203	21,9	170	257	Períodos
Abril	$M_h$	188	20,2	157	237	Períodos
Maiο	$M_h$	95	2	93	102	Dias
Junho	$M_h$	128	12,6	109	158	Dias
Julho	$M_h$	78	10	64	103	Dias
<b>Fêmeas</b>						
Agosto	$M_h$	59	11	44	87	Dias
Setembro	$M_o$	200	185,1	56	976	Dias
Outubro	$M_o$	81	22,6	54	149	Dias
Novembro	$M_t$	56	7	48	76	Dias
Dezembro	$M_t$	140	16,3	117	182	Dias
Janeiro	$M_t$	108	13,3	90	144	Períodos
Fevereiro	$M_o$	130	7,33	120	149	Dias
Março	$M_{bh}$	265	184,2	124	1047	Dias
Abril	$M_{bh}$	114	14,9	97	161	Dias
Maiο	$M_o$	98	60,8	42	323	Dias
Junho	$M_{bh}$	22	3,4	21	38	Dias
Julho	-	-	-	-	-	-

As estimativas dos tamanhos populacionais de machos e fêmeas obtidas de acordo com o modelo apropriado para cada mês variaram ao longo dos meses de acordo com a FIGURA 3.5. A população de machos variou de 56 a 307 indivíduos ( $\bar{x} = 155,5 \pm 75,4$ ), apresentando um pico claro em janeiro, na metade da estação quente e úmida (FIGURA 3.5). A população de fêmeas variou de 22 a 265 indivíduos ( $\bar{x} = 115,7 \pm 68,8$ ) e apresentou dois picos de abundância: um no final da estação fria e seca (setembro) e outro no final da estação quente e úmida (março). A razão sexual (fêmeas/machos) ao longo do período estudado variou de 0,25 a 1,40 ( $\bar{x} = 0,749 \pm 0,425$ ), sendo enviesada a favor das fêmeas nos meses de setembro, março e abril (FIGURA 3.6). Vale destacar, entretanto, que a estimativa de fêmeas para os meses de março e setembro podem ser um artefato do baixo número de recapturas ocorridas nestes meses (veja os intervalos de confiança das estimativas na TABELA 3.1).

#### **3.4.4. Sucesso reprodutivo dos machos**

Durante os meses de janeiro a abril de 2004 e entre fevereiro e março de 2007, foram encontrados 11 machos guardiões que estavam sobre suas desovas acompanhados por duas fêmeas simultaneamente (FIGURA 3.7) e um outro macho que interagiu com três fêmeas ao mesmo tempo. Em alguns casos, foi possível acompanhá-los e foi observado que, após copular com uma das fêmeas, o macho já iniciou o cortejo da fêmea seguinte, sem persistir segurando a primeira parceira durante a oviposição, como normalmente ocorre quando eles interagem com apenas uma parceira (veja item 1.4.2 no CAPÍTULO 1). Em um caso a fêmea que foi abandonada removeu ovos da desova e os carregou nas quelíceras, indo embora da desova sem ovipor e comendo os ovos retirados em um local mais afastado. Em outros casos, as fêmeas permaneceram na folha e desovaram enquanto o macho copulava com a outra fêmea.

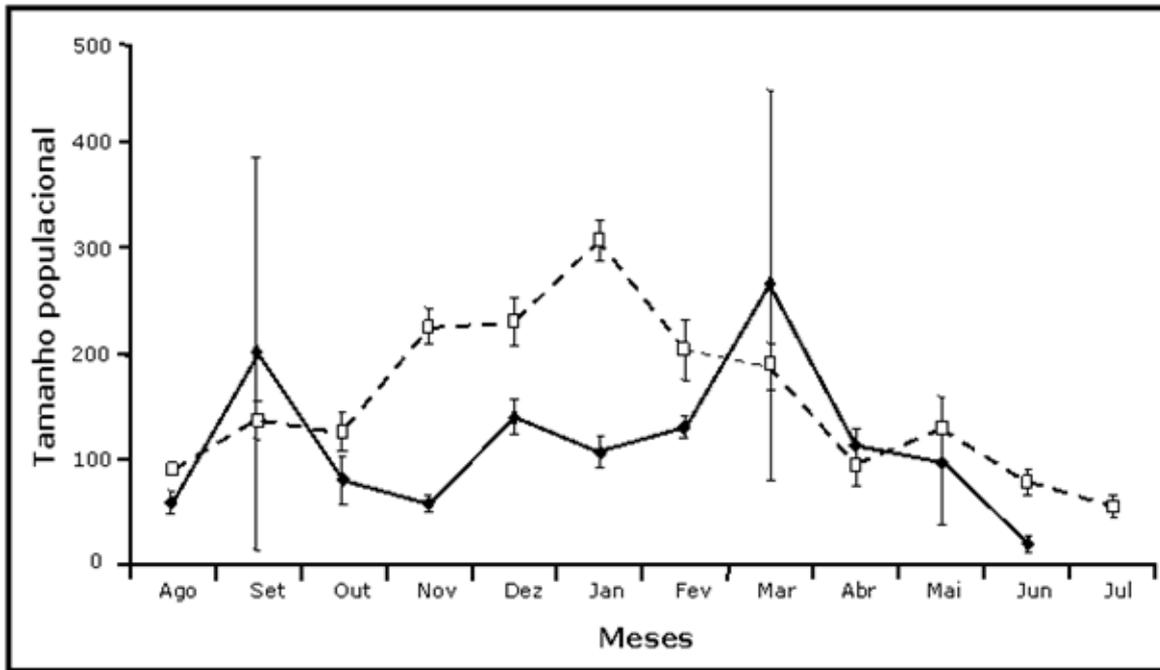


FIGURA 3.5. Estimativa do tamanho populacional de fêmeas (linha contínua) e de machos (linha tracejada) do opilião *Iporangaia pustulosa* no Parque Estadual Intervales entre agosto de 2003 e julho de 2004.

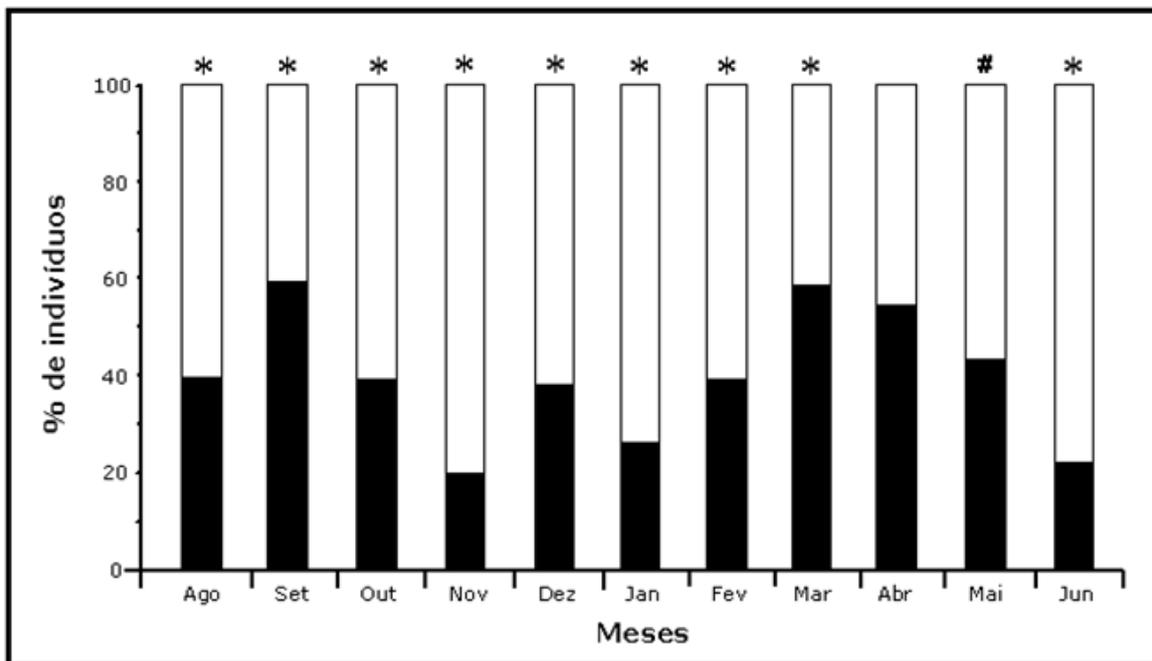
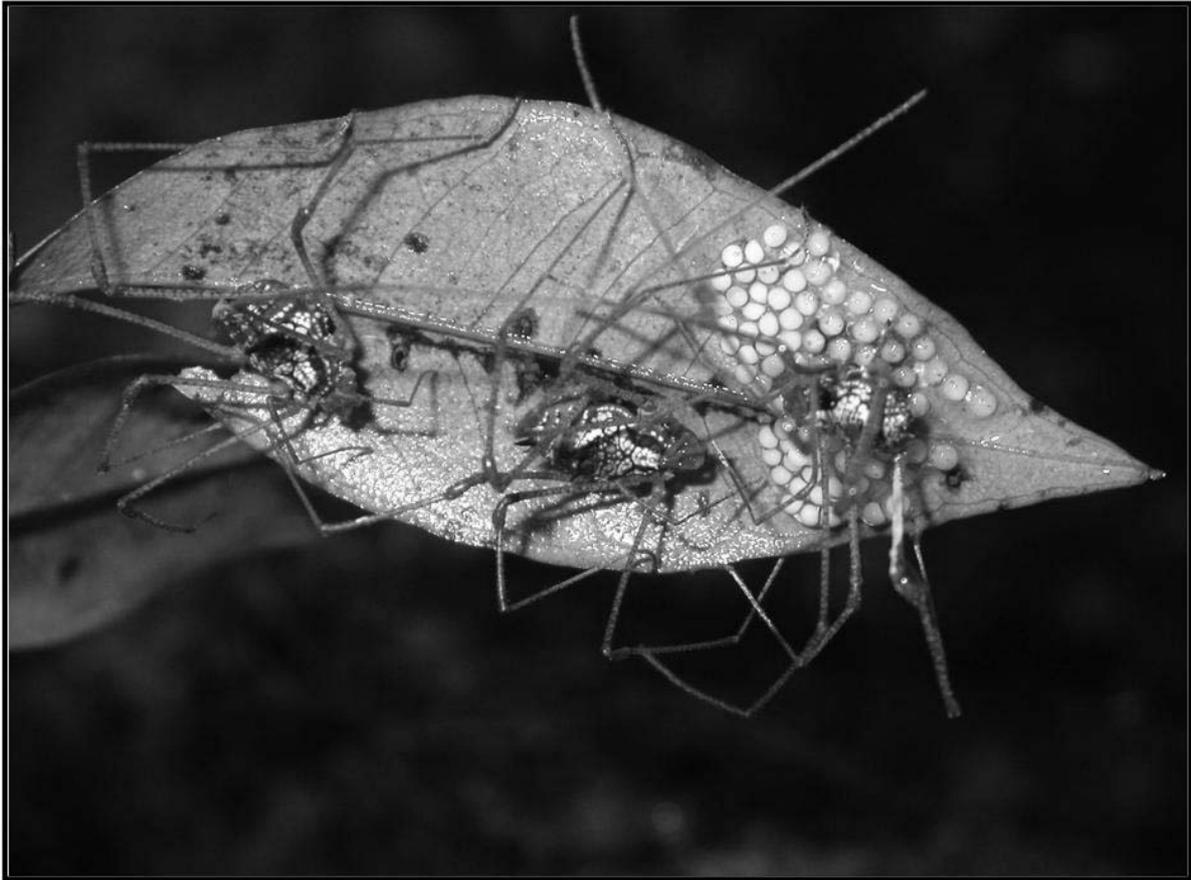


FIGURA 3.6. Proporção de machos e fêmeas de *Iporangaia pustulosa* capturados mensalmente. Barras brancas representam machos e barras pretas representam fêmeas. O asterisco acima das colunas indica que a diferença é significativa ( $p < 0,05$ ) e o # indica que a diferença é marginalmente significativa ( $p = 0,054$ ).



**FIGURA 3.7:** Macho guardião de *Iporangaia pustulosa* (indivíduo marcado) cortejando uma fêmea enquanto outra aguarda prostrada na base da folha. Note que ambas as fêmeas apresentam os tergitos livres espaçados, indicando que são portadoras de ovos maduros e estão aptas a ovipor.

Não foi encontrada relação entre o tamanho dos machos guardiões e a quantidade de eventos reprodutivos obtidos por eles em nenhum dos meses amostrados (TABELA 3.2). Dessa maneira, não foi preenchido um pré-requisito básico para a realização das simulações que levam em consideração a atratividade dos machos guardiões baseada no seu tamanho. Por isso, as simulações numéricas do modelo que ponderam a qualidade intrínseca dos machos guardiões e sua influência sobre a probabilidade de se encontrar machos com uma determinada quantidade de desovas não foram realizadas.

**TABELA 3.2.** Resultados dos testes de regressão entre o tamanho dos machos guardiões de *Iporangaia pustulosa* e a quantidade de eventos reprodutivos obtidos por eles durante os meses amostrados.

Mês	N	R <sup>2</sup>	Inclinação	g.l.	p
<b>Comprimento do escudo dorsal</b>					
Set/03	24	0,01	0,94	23	p>0,05
Out/03	35	0,05	2,42	34	p>0,05
Nov/03	33	0,15	4,03	32	p>0,05
Dez/03	30	0,03	1,70	29	p>0,05
Jan/04	31	0,05	2,58	30	p>0,05
Fev/04	46	0,00	-0,03	45	p>0,05
Mar/04	57	0,00	-0,30	56	p>0,05
Abr/04	56	0,00	-0,88	55	p>0,05
Mai/04	46	0,00	-0,72	45	p>0,05
Set/04	46	0,02	-1,31	45	p>0,05
Nov/04	34	0,01	1,29	33	p>0,05
Dez/04	45	0,00	-0,26	44	p>0,05
<b>Comprimento do fêmur IV</b>					
Set/03	24	0,10	-2,51	23	p>0,05
Out/03	35	0,010	-0,52	34	p>0,05
Nov/03	33	0,010	0,55	32	p>0,05
Dez/03	30	0,04	1,00	29	p>0,05
Jan/04	31	0,00	0,02	30	p>0,05
Fev/04	46	0,01	0,53	45	p>0,05
Mar/04	57	0,02	-0,91	56	p>0,05
Abr/04	56	0,02	-0,97	55	p>0,05
Mai/04	46	0,01	-0,58	45	p>0,05
Set/04	46	0,00	0,28	45	p>0,05
Nov/04	34	0,09	2,08	33	p>0,05
Dez/04	45	0,01	-0,44	44	p>0,05

Dentre os modelos para os quais as simulações numéricas foram realizadas, aquele que considera que as fêmeas copulam preferencialmente com machos guardiões que cuidam de ovos de muitas outras fêmeas (anexo preferencial) reproduziu os dados de campo melhor do que o modelo que supõe uma distribuição aleatória das cópulas das fêmeas com os machos guardiões disponíveis (anexo aleatório) (TABELA 3.3). As probabilidades preditas pelo modelo de anexo preferencial são muito mais próximas das observadas em campo do que as preditas pelo modelo aleatório, o que pode ser observado nas razões entre a probabilidade observada e a probabilidade predita por cada um dos modelos (TABELA 3.3).

**TABELA 3.3.** Média e desvio padrão (DP) do número de eventos reprodutivos de machos no opilião *Iporangaia pustulosa*; K máx = número máximo de eventos reprodutivos que um mesmo macho obteve em um dado mês; P = probabilidade de um macho apresentar um número de eventos reprodutivos igual ou maior ao K máx daquele mês; Prox = razão entre a probabilidade P observada e a predita em um determinado mês. Indexações entre parênteses referem-se aos dois modelos nulos (anexo aleatório e anexo preferencial) responsáveis pelas probabilidades preditas.

Mês	Dados empíricos				Resultados dos modelos				
	Machos guardiões	Eventos reprodutivos	Média ± DP	K máx	P (observado)	P (aleatório)	Prox (aleatório)	P (preferencial)	Prox (preferencial)
Ago/03	15	47	3,13 ± 1,99	8	0,067	0,003	19,1	0,067	1,0
Jun/04	17	78	4,59 ± 2,15	8	0,176	0,039	4,5	0,184	1,0
Set/03	24	80	3,33 ± 2,04	10	0,042	<0,001	86,3	0,083	2,0
Jan/05	28	124	4,43 ± 3,20	13	0,036	<0,001	240,0	0,042	1,2
Dez/03	30	130	4,33 ± 2,17	9	0,067	0,012	5,5	0,121	1,8
Jan/04	31	137	4,42 ± 2,46	9	0,065	0,014	4,7	0,127	2,0
Nov/03	32	143	4,47 ± 2,24	9	0,063	0,015	4,2	0,134	2,1
Out/03	35	139	3,97 ± 2,11	10	0,029	0,002	12,6	0,079	2,8
Fev/04	42	186	4,43 ± 2,18	10	0,024	0,005	4,5	0,099	4,1
Mai/04	45	246	5,47 ± 2,57	13	0,022	0,001	16,1	0,084	3,8
Set/04	46	125	2,72 ± 1,57	7	0,022	0,006	3,5	0,063	2,9
Dez/04	46	220	4,78 ± 2,76	13	0,022	<0,001	57,4	0,056	2,6
Mar/04	52	242	4,65 ± 2,50	10	0,019	0,008	2,5	0,113	5,9
Abr/04	54	253	4,68 ± 2,57	12	0,019	0,001	18,3	0,071	3,9
Nov/04	59	297	5,03 ± 2,57	11	0,017	0,005	3,2	0,119	7,0
Out/04	60	280	4,67 ± 2,26	11	0,017	0,003	5,7	0,086	5,2

### 3.4.5. Adoção de desovas

As 28 desovas experimentais desprotegidas receberam visitas de 17 fêmeas e de 25 machos do opilião *I. pustulosa* durante o período de observação. Os indivíduos de ambos os sexos exibiram comportamentos muito semelhantes em relação aos ovos (TABELA 3.4). Não foi encontrada diferença entre os sexos na frequência de indivíduos que canibalizaram ovos e nem no número de ovos canibalizados (TABELA 3.4). Da mesma maneira, também não foi detectada nenhuma diferença no tempo de permanência de machos e de fêmeas sobre as desovas desprotegidas (TABELA 3.4), assim como não foi observado nenhum comportamento defensivo em relação à desova desprotegida por nenhum dos visitantes.

**TABELA 3.4:** Comparação entre o comportamento de machos e de fêmeas do opilião *Iporangaia pustulosa* frente a desovas desprotegidas.

	<b>Machos (n = 25)</b>	<b>Fêmeas (n = 17)</b>	<b>Estatística</b>
Tempo de permanência (s)	84 - 1.968	73 - 17.400	U = 85,5; p = 0,684
% de indivíduos que comeram ovos	64,0%	35,3%	Teste exato de Fisher; p = 0,115
Número de ovos consumidos	1 - 11	1 - 7	U = 30,0; p = 0,185
Defesa da prole	0	0	--

### 3.5. DISCUSSÃO

Ao contrário da maioria das espécies de opiliões com cuidado maternal, que apresenta atividade reprodutiva restrita a uma época específica (Machado & Raimundo, 2001), *I. pustulosa* se reproduz tanto na estação fria quanto na estação quente, sendo possível encontrar desovas cuidadas por machos guardiões o ano todo (veja o item 1.4.1 no CAPÍTULO 1). A presença ininterrupta de desovas sugere que as fêmeas dessa espécie de opilião possam maturar óvulos e se reproduzir continuamente ao longo de todo ano. De fato, fêmeas de *I. pustulosa* podem ser consideradas iteropáricas e a dissecação de indivíduos ovígeros revelou a presença de uma grande quantidade de ovócitos em diferentes estágios de maturação em seus ovários. Essa característica permite às fêmeas espalhar seus ovos nas desovas de diferentes machos guardiões, selecionando seu parceiro sexual a cada evento de oviposição. Além disso, se as fêmeas são capazes de controlar a quantidade de ovos que depositam em cada oviposição, elas poderiam reter ovos no trato reprodutivo, modulando o quanto ovipõem de acordo com atributos de cada macho.

Uma vez que são os machos guardiões de *I. pustulosa* que cuidam da prole, seria esperado que eles apresentassem alguma restrição de forrageamento por permanecem junto aos ovos. De fato, apenas dois machos guardiões foram observados se alimentando durante o período amostrado. Por outro lado, as fêmeas apresentam a capacidade fisiológica de produzir ovos continuamente e, assim como machos não guardiões, não possuem nenhuma restrição que as mantenham paradas na vegetação. Assim, fêmeas e machos não-guardiões apresentam padrão de deslocamento semelhante (veja o item 2.4 no CAPÍTULO 2) e, dessa maneira, deveriam utilizar recursos alimentares parecidos. Assim como esperado, a proporção de itens móveis e imóveis na dieta e a biomassa dos itens alimentares capturados por esses indivíduos não diferiram. Adicionalmente, o incremento no número de indivíduos na população aumentou o número de indivíduos observados se alimentando, tanto para fêmeas quanto para machos não guardiões, não existindo diferença entre os sexos. Portanto, existe uma restrição nas atividades de forrageamento dos machos de *I. pustulosa*, porém isso ocorre somente durante o

período de cuidado parental. As fêmeas, por sua vez, podem forragear durante todo o ano, o que deve favorecer a produção contínua de ovos observada na espécie.

Dado que as fêmeas podem se alimentar após a oviposição e possuem a capacidade fisiológica de alocar essa energia na produção de ovos adicionais, a proporção de fêmeas receptivas, prontas para copular e ovipor, deve ser alta na população estudada. Além disso, a abundância relativamente alta de fêmeas encontrada também contribui para gerar um cenário propício à promiscuidade dos machos. Manica e Johnstone (2005), em um estudo realizado com o reduvídeo *Rhinocoris tristis*, sugerem que a evolução do cuidado paternal nesta espécie seria dependente de um cenário no qual exista uma alta densidade local de fêmeas que se reproduzem rapidamente. Segundo os autores, o acesso dos machos a um suprimento imediato de fêmeas sexualmente receptivas reduziria os custos associados à perda de oportunidades adicionais de cópulas pelos machos guardiões enquanto cuidam da prole. De fato, a combinação de fêmeas localmente abundantes e iteropáricas não está restrita apenas a *R. tristis* e *I. pustulosa*, mas parece ser um padrão comum entre as espécies de artrópodes com cuidado paternal (TABELA 1).

Os comportamentos defensivos exibidos pelos machos guardiões de *I. pustulosa* foram observados contra potenciais predadores de ovos que se aproximavam de suas desovas, como outros opiliões e co-específicos, inclusive fêmeas (veja item 1.4.4 no CAPÍTULO 1). Essas observações de agressão a possíveis parceiras sexuais, que algumas vezes portavam ovos, constituem mais uma evidência acerca das muitas oportunidades de cópulas para os machos. Isso porque os machos expulsaram ativamente fêmeas de suas desovas antes mesmo de copularem com elas, rejeitando-as. Aliado a isso, em algumas viagens de campo durante o período de maior atividade reprodutiva na população, observou-se que alguns machos tinham acesso a mais de uma parceira ao mesmo tempo, sendo encontrados machos guardiões interagindo com duas ou até três fêmeas simultaneamente. Dessa maneira, pode-se concluir que pelo menos alguns machos de *I. pustulosa* na população estudada possuem muitas oportunidades de cópulas, provavelmente os com maior êxito.

A alta proporção de fêmeas receptivas na população é a responsável pela presença de desovas múltiplas, contendo ovos em diferentes estágios de desenvolvimento embrionário, encontradas sob o cuidado de machos guardiões (veja item 1.4.2 no CAPÍTULO 1). Essas desovas, por sua vez, podem ser consideradas como indicativos diretos da capacidade dos machos guardiões cuidarem de ovos de diversas fêmeas simultaneamente. Os resultados obtidos nas simulações dos modelos deste estudo mostraram que o tamanho dos machos não teve nenhum poder de explicação sobre o número de fêmeas que deixaram ovos sob o cuidado desses machos. Da mesma maneira, o anexo aleatório não foi capaz de reproduzir adequadamente o número máximo de oviposições recebidas pelos machos guardiões da população. Por outro lado, o modelo de anexo preferencial conseguiu reproduzir de forma bastante adequada esse parâmetro do sucesso reprodutivo dos machos. Esses resultados indicam que a quantidade de fêmeas com as quais um macho guardião já copulou aumenta a probabilidade deste macho conseguir uma nova cópula, pois as fêmeas preferem copular com machos que cuidam de desovas compostas por ovos de muitas fêmeas a deixar seus ovos com machos que copularam com um pequeno número de parceiras. Essa é uma abordagem não experimental para avaliar os critérios utilizados pelas fêmeas durante a escolha de parceiros, porém indica que são características da desova, e não características intrínsecas dos machos, que são avaliadas pelas fêmeas durante a decisão de adicionar ou não seus ovos a uma desova pré-existente.

Deve-se notar que existe uma relação negativa entre a adequação do modelo de anexo preferencial aos dados observados e o número de machos guardiões na população: com o aumento no número de machos guardiões presentes em cada mês, a razão entre as probabilidades também aumenta, diminuindo a adequação do modelo de anexo preferencial aos dados observados (TABELA 3.3). Uma explicação de cunho metodológico consiste em uma possível sub-estimativa do número real de eventos reprodutivos obtidos pelos machos guardiões. É razoável supor que, quando há um número grande de machos guardiões na população, maior deve ser a atividade reprodutiva tanto de machos quanto de fêmeas. Assim, o intervalo entre oviposições subseqüentes em uma mesma desova deve ser menor, produzindo

muitos ovos em um mesmo estágio de desenvolvimento e tornando a distinção entre diferentes eventos reprodutivos mais difícil de acordo com método empregado neste estudo. Nesses meses, o artifício de dividir o número de ovos pela fecundidade máxima de 48 ovos para estimar a quantidade de eventos reprodutivos deveria ser utilizado em uma maior proporção de desovas. Entretanto, 54% das desovas nos meses com poucos machos guardiões (de 15 a 30 machos) e 51% nos meses com muitos machos guardiões (mais de 30 machos) necessitaram desse artifício, não apoiando a explicação de um possível artifício metodológico gerar a diminuição da adequação do modelo. Uma explicação alternativa e bastante comum em redes de interações biológicas é um fenômeno conhecido como *filtragem de informação* (Mossa *et al.*, 2002). Com o aumento do número de machos guardiões, as fêmeas não conseguiriam acessar todos os machos da população e suas respectivas desovas. Sendo assim, deveriam escolher aqueles machos com as maiores desovas dentre os machos que elas têm acesso. Esse comportamento promove uma truncagem na curva de distribuição de frequência do número de eventos de oviposição na população de modo que os valores máximos observados são consistentemente menores que aqueles previstos pelo modelo de anexo preferencial.

Associado ao fato da quantidade de cópulas prévias aumentar a atratividade de machos guardiões está a disposição de machos não-guardiões passarem a cuidar de ovos não relacionados geneticamente a eles, uma vez que esse comportamento aumentaria a probabilidade desses machos conseguirem copular (Tallamy, 2000; 2001). Os resultados obtidos experimentalmente em campo com *I. pustulosa* contradizem essa previsão da teoria, já que foi observado que machos co-específicos canibalizaram ovos em uma frequência semelhante à de fêmeas. O tempo de permanência desses machos sobre as desovas desprotegidas também não condisse com o previsto, pois indivíduos de ambos os sexos permaneceram um período muito curto sobre as desovas, insuficiente para se observar qualquer comportamento defensivo contra possíveis invasores. Em outra espécie de opilião com cuidado paternal, *Zygopachylus albomarginis*, os machos também foram encontrados consumindo ovos de desovas desprotegidas. Entretanto, nessa espécie, os machos parecem disputar a posse de um ninho que, provavelmente, é o sinalizador mais

importante da qualidade do macho guardião (Mora, 1990). Em *I. pustulosa*, entretanto, embora a desova em si desempenhe um papel importante em aumentar a atratividade dos machos e, conseqüentemente, na probabilidade de obter uma nova cópula, os machos não cuidaram das desovas experimentalmente desatendidas.

Durante mais de quatro anos de visitas regulares à área de estudo e cerca de 2.200 horas de campo, apenas em uma ocasião foi observado um macho guardião adotar uma desova que pertencia a outro macho (G.S. Requena, dados não publicados). Embora rara, essa observação mostra que existe a possibilidade de machos de *I. pustulosa* cuidarem de ovos não relacionados, restando a dúvida se a decisão de canibalizar ou não uma desova desprotegida depende de fatores da própria desova. Caso os machos de fato cuidem de ovos alheios, eles poderiam estar mais dispostos a fazê-lo com desovas que apresentem características mais atrativas para as fêmeas, podendo ser influenciados pelo tamanho da desova, o grau de desenvolvimento embrionário dos ovos e/ou a presença de espaços vazios entre os ovos (que sinalizam ovos que eclodiram com sucesso, veja 1.4.2 no CAPÍTULO 1). Além disso, características populacionais que determinam a probabilidade desse macho obter uma cópula, como a razão sexual operacional e a taxa de transição do estado de não-guardião para o estado de guardião, também podem ser importantes na decisão de permanecer junto a uma desova que não lhe pertence. Como a adoção de ovos é um ponto crucial da hipótese de evolução do cuidado paternal via seleção sexual, experimentos adicionais são necessários para investigar se o resultado apresentado neste capítulo é de fato um padrão para a espécie, emergindo também com desovas de características diferentes e em outros períodos do ano.

Se o cuidado paternal em artrópodes evoluiu sob pressão de seleção sexual, como apontam os resultados apresentados aqui, uma questão interessante a ser elucidada é qual o mecanismo pelo qual machos guardiões seriam selecionados preferencialmente como parceiros sexuais pelas fêmeas. As duas hipóteses apresentadas por Tallamy (2000; 2001) são o princípio da desvantagem (Zahavi, 1997) e a hipótese do aumento da fecundidade (Maynard-Smith, 1982). Apesar dos resultados apresentados neste capítulo indicarem que o cuidado à prole impõe restrições alimentares aos machos guardiões, a avaliação dos custos de sobrevivência

associados ao cuidado paternal em *I. pustulosa* (CAPÍTULO 2) mostrou que os machos guardiões não são mais susceptíveis a morrer do que machos que não cuidam da prole. Portanto, a guarda dos ovos não parece ser um comportamento custoso para os machos e, dessa maneira, pode-se concluir que, pelo menos nessa espécie de opilião, o mecanismo gerador da alta atratividade dos machos guardiões deve ser o aumento da fecundidade das fêmeas promovida pelo seu forrageamento logo após a oviposição. Entretanto, o princípio da desvantagem (Zahavi, 1997) pode ter sido especialmente importante em espécies que defendem sítios reprodutivos, como os ninhos dos opiliões *Zygopachylus albomarginis* (Rodríguez & Guerrero, 1976; Mora, 1990), *Gonyleptes saprophilus*, *Neosadocus* sp. (Machado *et al.*, 2004), *Chavensicola inexpectabilis* e *Pseudopucroliia* sp. (Nazareth & Machado, em preparação). Como o sucesso reprodutivo dos machos nessas espécies está diretamente associado à posse de um território, os machos territoriais seriam constantemente confrontados por outros machos com o objetivo de deslocá-los de seus territórios. Dessa maneira, a sinalização oferecida por um macho guardião indicaria sua qualidade porque o seu estado de macho territorial informaria sobre a sua habilidade para obter e defender um território contra outros machos competidores.

O opilião *I. pustulosa* é a primeira espécie de artrópode para a qual todas as previsões da teoria de evolução do cuidado paternal via seleção sexual (Tallamy, 2000, 2001) foram especificamente testadas em campo. Os resultados obtidos neste capítulo, juntamente com o conhecimento sobre a biologia reprodutiva da espécie (CAPÍTULO 1), não fornecem apoio para todas as previsões propostas pela hipótese de Tallamy (2000; 2001). As fêmeas são iteropáricas, abundantes na população estudada e, como não cuidam da prole, podem forragear e produzir ovos continuamente ao longo do ano. Todos esses fatores geram uma alta proporção de fêmeas receptivas na população, fornecendo, assim, muitas oportunidades de cópulas para os machos. Além disso, os machos são capazes de cuidar simultaneamente de ovos de diversas fêmeas, sendo a atratividade dos machos guardiões aumentada proporcionalmente de acordo com a quantidade de fêmeas que adicionaram ovos previamente em suas desovas. Entretanto, machos não-guardiões não cuidam de ovos não relacionados geneticamente a eles — embora as fêmeas

selecionem seus parceiros baseadas na posse e/ou no tamanho das desovas cuidadas por eles. Como o cuidado paternal na espécie não oferece riscos à sobrevivência dos machos guardiões (veja item 2.5 no CAPÍTULO 2), o benefício oferecido às fêmeas, sob a forma de mais tempo de forrageamento e potencial aumento de fecundidade, parece ser o mecanismo gerador dessa preferência. Entretanto, para outras espécies o princípio da desvantagem potencialmente pode se aplicar e, dessa maneira, o cuidado paternal poderia ter evoluído por diferentes vias dentre as linhagens de artrópodes e estudos mais detalhados com outras espécies devem ser conduzidos para esclarecer essa questão.

### 3.6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andersson M (1994) Sexual selection. Princeton University Press, New Jersey
- Buzatto BA, Requena GS, Martins EG, Machado G (2007) Effects of maternal care on the lifetime reproductive success of females in a neotropical harvestman. *J Anim Ecol* 76:937-945
- Cole LC (1954) The population consequences of life history phenomena. *Q Rev Biol* 29:103-137
- Crowl TA, Alexander JE (1989) Parental care and foraging ability in male water bugs (*Belostoma flumineum*). *Can J Zool* 67:513-515
- Emlen ST, Oring LW (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223
- Fink LS (1986) Costs and benefits of maternal behaviour in the green lynx spider (*Oxyopidae, Peucetia viridans*). *Anim Behav* 34:1051-1060
- Fritz RS, Stamp NE, Halverson TG (1982) Iteroparity and semelparity in insects. *Am Nat* 120:264-268
- Gotelli NJ, Graves GR (1996) Null models in ecology. Smithsonian Institution Press, Washington
- Guimarães PR, de Aguiar MAM, Bascompte J, Jordano P, dos Reis SF (2005) Random initial conditions in small Barabasi-Albert networks and deviations from the scale-free behavior. *Phys Rev E* 71:037101
- Gundermann JL, Horel A, Roland C (1997) Costs and benefits of maternal care in a subsocial spider, *Coelotes terrestris*. *Ethology* 103:915-925
- Gwynne DT (1982) Mate selection by female katydids (*Orthoptera Tettigoniidae. Conocephalus nigropleurum*) *Anim Behav* 30:734-738
- Hara MR, Gnaspini P, Machado G (2003) Male guarding behavior in the neotropical harvestman *Ampheres leucopheus* (Mello-Leitão 1922) (Opiliones, Laniatores, Gonyleptidae). *J Arachnol* 31:441-444
- Kight SL, Sprague J, Kruse KC, Johnson L (1995) Are egg-bearing male water bugs, *Belostoma flumineum* Say (Hemiptera: Belostomatidae), impaired swimmers? *J Kansas Entomol Soc* 68:468-470
- Machado G (2007) Maternal or paternal egg guarding? Revisiting parental care in triaenonychid harvestmen (Opiliones). *J Arachnol* 35:202-204
- Machado G, Raimundo RLG (2001) Parental investment and the evolution of subsocial behaviour in harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Ethol Ecol Evol* 13:133-150
- Machado G, Requena GS, Buzatto BA, Osses F, Rossetto LM (2004) Five new cases of paternal care in harvestmen (Arachnida: Opiliones): implications for the evolution of male guarding in the Neotropical family Gonyleptidae. *Sociobiology* 44:577-598
- Manica A, Johnstone RA (2004) The evolution of paternal care with overlapping broods. *Am Nat* 164:517-530
- Martens J (1993) Further cases of paternal care in Opiliones (Arachnida). *Trop Zool* 6:97-107
- Martin P, Bateson P (1986) Measuring behaviour: an introductory guide. Cambridge University Press, New York

- Maynard-Smith J (1977) Parental investment: a prospective analysis. *Anim Behav* 25:1-9
- Maynard-Smith J (1982) *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge
- Mora G (1990) Parental care in a neotropical harvestman, *Zygopachylus albomarginis* (Arachnida: Gonyleptidae). *Anim Behav* 39:582-593
- Mossa S, Barthelemy M, Stanley H, Nunes-Amaral LA (2002) Truncation of power law behavior in “scale-free” network models due to information filtering. *Phys Rev Lett* 88:138701
- Otis DL, Burnham KP, White GC, Anderson DR (1978) Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wild Monog* 62:1-135
- Parker GA, Baker RR, Smith VGF (1972) The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *J Theor Biol* 36:529-553
- Pianka ER (1994) *Evolutionary ecology*. Harper Collins, New York
- Pollock KH, Nichols JD, Brownie C, Hines JE (1990) Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wild Monog* 107:1-97
- Rodriguez CA, Guerrero S (1976) La historia natural y el comportamiento de *Zygopachylus albomarginis* (Chamberlin) (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). *Biotropica* 8:242-247
- Smith RL (1976) Male brooding behavior of the water bug *Abedus herberti* (Hemiptera: Belostomatidae) *Ann Entomol Soc Am* 69(4):740-746
- Sokal RR, Rohlf FJ (1969) *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. WH Freeman and Company, São Francisco.
- Stegmann UE, Linsenmair KE (2002) Assessing the semelparity hypothesis: egg-guarding and fecundity in the Malaysian treehopper *Pyrgauchenia tristaniopsis*. *Ethology* 108:857-869
- Tallamy DW (2000) Sexual selection and evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Anim Behav* 60:559-567
- Tallamy DW (2001) Evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Annu Rev Entomol* 46:139-165
- Tallamy DW, Brown WP (1999) Semelparity and the evolution of maternal care in insects. *Anim Behav* 57:727-730
- Tallamy DW, Denno RF (1982) Life-history trade-offs in *Gargaphia solani* (Hemiptera, Tingidae) — the cost of reproduction. *Ecology* 63:616-620
- Tallamy DW, Schaefer C (1997) Maternal care in the Hemiptera: ancestry, alternatives, and current adaptive value. In Choe JC, Crespi BJ (eds) *Social behavior in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 94-115
- White GC, Anderson DR, Burnham KP, Otis DL (1982) Capture-recapture and removal methods for sampling closed populations. Los Alamos National Laboratory, Los Alamos, 235p.
- Zahavi A (1997) *The Handicap Principle: a Missing Piece of Darwin’s Puzzle*. Oxford University Press, New York
- Zink AG (2003) Quantifying the costs and benefits of parental care in female treehoppers. *Behav Ecol* 14:687-693

## CONCLUSÕES GERAIS

---

Para que a estratégia comportamental de cuidar da prole se mantenha na população no momento atual, independente se o cuidado parental é oferecido pelo macho ou pela fêmea, todas as hipóteses acerca da evolução desse comportamento, seja sob pressão de seleção natural ou de seleção sexual, consideram que é necessário que: (1) o cuidado aumente a sobrevivência da prole; (2) o cuidado provido por machos e por fêmeas seja igualmente efetivo à sobrevivência da prole; e (3) o cuidado seja desempenhado tão bem por um quanto por ambos os indivíduos parentais (Maynard-Smith, 1977). Os resultados apresentados no CAPÍTULO 1 mostram que a presença do macho guardião de *I. pustulosa* sobre a desova promove uma maior sobrevivência dos ovos, pois desovas que foram privadas do cuidado paternal apresentaram uma redução média de aproximadamente 55% na quantidade de ovos, o que confirma o primeiro ponto acima citado. Além disso, como não é encontrado um forte dimorfismo sexual em características morfológicas que possam ser utilizadas para prover cuidado à prole nessa espécie de opilião (Kury & Pinto-da-Rocha, 1997), pode-se inferir que os indivíduos de ambos os sexos devam ser igualmente capazes de proteger a prole por unidade de esforço parental investido, corroborando (ainda que de forma especulativa) o segundo ponto. Embora os machos guardiões afastem-se regularmente de suas desovas (provavelmente para forragear ou se esconder), a eficiência do cuidado encontrada para essa espécie foi extremamente alta. Com exceção de um indivíduo que teve a desova toda predada, a redução média nas desovas “controle” do experimento de benefícios do cuidado foi de apenas 5% no número de ovos. Assim, pelo fato do cuidado paternal exclusivo à prole apresentar uma eficiência tão alta, o possível auxílio das fêmeas em cuidar dos ovos não deve representar um aumento drástico nessa eficiência. Assim, o cuidado paternal exclusivo deve ser comparável ao cuidado biparental quanto à sua eficiência, apoiando também de forma especulativa o terceiro ponto.

Os dados disponíveis na literatura sobre a biologia reprodutiva de opiliões permitem notar diferenças comportamentais claras entre o cuidado oferecido exclusivamente pelos machos e aquele exibido pelas fêmeas. Talvez a diferença mais marcante diga respeito à deserção do indivíduo parental durante a guarda da prole, mesmo que por intervalos curtos de tempo. Para a maioria das espécies de opiliões com cuidado maternal, as fêmeas guardiãs raramente abandonam suas desovas (Gnaspini, 1995; Machado & Oliveira, 1998, 2002) e a presença ininterrupta dessas fêmeas guardando a prole reduz por completo, ou pelo menos drasticamente, sua atividade de forrageamento (Machado & Oliveira, 1998; 2002; Buzatto *et al.*, 2007). Ao contrário, machos guardiões freqüentemente abandonam suas desovas e podem ser encontrados a até 5 m de distância da mesma, assim como em *I. pustulosa* e *Ampheres leucopheus* (Hara *et al.*, 2003). Pelo menos três hipóteses não mutuamente excludentes podem explicar esse comportamento dos machos guardiões: (1) os machos seriam incapazes de acumular reservas energéticas suficientes para o longo período de guarda da prole e, portanto, precisariam abandonar a desova regularmente para forragear; (2) os machos poderiam patrulhar suas respectivas desovas à distância a fim de repelir predadores e machos rivais; ou (3) durante essas saídas os machos poderiam aumentar suas chances de encontrar uma fêmea receptiva e obter uma nova cópula.

Outra diferença entre o cuidado maternal e o cuidado paternal é que, na maioria das espécies com cuidado maternal, as fêmeas depositam todos seus ovos em um intervalo de tempo muito curto e cuidam de desovas contendo ovos em somente um estágio de desenvolvimento embrionário (e.g., Gnaspini, 1995; Machado & Oliveira, 1998, 2002). Como as fêmeas permanecem todo o período de cuidado próximas às suas desovas, sem sair para forragear ou exercer outras atividades, fêmeas guardiãs que depositam seus ovos todos de uma vez minimizam os custos do cuidado por fazer com que eles se desenvolvam sincronicamente, reduzindo o tempo de cuidado e, conseqüentemente, o tempo que ficam sem se alimentar (Tallamy & Brown, 1999). Em espécies com cuidado paternal, por sua vez, os machos guardiões podem cuidar de desovas contendo ovos em vários estágios, provenientes de diversos eventos reprodutivos (TABELA 1), o que deve aumentar substancialmente o

tempo total de cuidado. Em opiliões, por exemplo, o tempo total que as fêmeas guardiãs investem na guarda de ovos e ninfas recém-eclodidas raramente ultrapassa 80 dias (Machado & Macías-Ordóñez, 2007). Entre as espécies com cuidado paternal, entretanto, a adição contínua de ovos às desovas pelas fêmeas prolonga o período total de guarda da prole pelos machos, podendo chegar a quatro meses (como ocorre com *I. pustulosa*) ou ultrapassar os oito meses de duração, como já foi registrado para *Gonyleptes saprophilus* (Machado *et al.*, 2004).

Em algumas espécies de cavalo-marinho (Syngnathidae), as restrições impostas pelo cuidado paternal aumentam as chances dos machos que carregam ovos serem predados durante o período de guarda (Clutton-Brock, 1991; Svensson, 1988). Entretanto, os resultados apresentados por Munguía-Steyer & Macías-Ordóñez (2007) e no CAPÍTULO 2 desta dissertação sugerem que, pelo menos em artrópodes, o cuidado paternal parece não aumentar necessariamente a vulnerabilidade dos machos guardiões a predadores, uma vez que a taxa de sobrevivência dos machos guardiões foi maior o que a de machos não-guardiões. Da mesma maneira, os custos energéticos advindos do prolongado período de cuidado também não devem influenciar negativamente a sobrevivência dos machos guardiões. Como esses machos passam a maior parte do tempo parados sobre suas desovas, eles devem apresentar uma taxa metabólica mais baixa e, conseqüentemente, um gasto energético menor do que fêmeas e machos não-guardiões, que estão se movimentando constantemente na vegetação. Portanto, essa menor atividade dos machos guardiões faz com que não necessitem tanto de alimento, justificando o baixo registro de machos guardiões se alimentando (apenas três eventos em dois anos de amostragem).

A maioria das diferenças comportamentais mencionadas acima pode ser conseqüência das diferentes pressões seletivas levando à evolução do cuidado paternal ou maternal (Trivers, 1972). Entre os artrópodes, o cuidado maternal provavelmente evoluiu como resultado da seleção natural (Zeh & Smith, 1985; Tallamy, 2000; 2001). A grande maioria das espécies de opiliões com cuidado maternal apresenta um único evento reprodutivo por estação (Machado & Raimundo, 2001; Machado & Macías-Ordóñez, 2007) e, mesmo naquelas espécies em

que as fêmeas podem produzir uma segunda desova, a porcentagem de indivíduos que realmente adotam essa estratégia é baixa, geralmente menos de 20% do total de fêmeas reprodutivas (Machado & Oliveira, 1998; 2002; Buzatto *et al.*, 2007; mas veja Willemart & Gnaspini, 2004). Se as chances de se reproduzir novamente e conseguir colocar novos ovos durante uma mesma estação reprodutiva são baixas, os custos em termos de fecundidade do cuidado maternal são drasticamente minimizados (e.g., Kight, 1997; Eggert & Müller, 1997). Além disso, em algumas espécies, a perda de um único ovo pode representar uma diminuição de até 5% do sucesso reprodutivo global de uma fêmea, como é o caso do opilião *Discocyrtus oliverioi* (Elpino-Campos *et al.*, 2001). As fêmeas, portanto, poderiam aumentar seu sucesso reprodutivo global permanecendo junto a sua desova durante todo o período de desenvolvimento dos ovos (Tallamy & Brown, 1999).

Ao contrário do cuidado maternal, o cuidado paternal parece ter evoluído como resultado de seleção sexual (Tallamy, 2000; 2001). Uma forte sugestão de que o cuidado paternal em opiliões está relacionado à seleção sexual e não à seleção natural pode ser observado em espécies da subfamília Progonyleptoidellinae, tais como *I. pustulosa*, *Iguapeia melanocephala* e *Progonyleptoidellus striatus* (Machado *et al.*, 2004; este estudo). Durante o inverno, os machos guardiões dessas três espécies deixam suas desovas desatendidas durante todo o período diurno, apesar da presença de predadores de ovos. Os machos guardiões são encontrados sobre suas desovas somente durante a noite, quando as fêmeas estão em atividade sobre a vegetação. Uma vez que as fêmeas não estão ativas durante o dia, não existe nenhuma oportunidade de cópula para os machos, o que diminui os benefícios da guarda de ovos. Além disso, a permanência sobre os ovos durante o dia deixaria os machos guardiões expostos às condições climáticas estressantes da estação fria, aumentando os custos da guarda de ovos. Portanto, o cuidado paternal nessas espécies parece funcionar com um *display* sexual para as fêmeas.

Em espécies com cuidado paternal, nas quais os machos apresentam o maior investimento pós-zigótico na prole, é esperado que eles sejam o sexo criterioso, discriminando parceiras sexuais e, algumas vezes, até recusando cópulas. De fato, esse tipo de reversão de papéis sexuais já foi demonstrado para o opilião *Zygopachylus albomarginis*, cujos machos cuidam de ovos em ninhos de barro construídos por eles (Mora, 1990). Entretanto, embora machos guardiões de *I. pustulosa* possam recusar algumas fêmeas (CAPÍTULO 1), a reversão de papéis sexuais nesta espécie não ocorre completamente e as fêmeas ainda possuem um papel importante na seleção de parceiros. Essa seleção parece ser influenciada tanto por características físicas dos machos quanto por características das desovas que eles cuidam. Em um primeiro momento, as fêmeas parecem copular preferencialmente com os machos de maior tamanho corporal, pois os menores machos da população nunca foram encontrados cuidando de uma desova e os maiores foram encontrados cuidando de desovas em mais de um momento. Essa escolha das fêmeas poderia ser atribuída à maior capacidade desses indivíduos defenderem tanto recursos reprodutivos quanto a própria prole. A partir do momento que um macho guardião adquire uma desova, a escolha das fêmeas não seria mais baseada no tamanho dos machos, pois não existe relação entre o tamanho do guardião e a quantidade de ovos em suas desovas. Nesse momento, as fêmeas passariam a preferir copular com machos guardiões, sendo mais atrativos aqueles indivíduos que possuem ovos provenientes de um maior número de eventos reprodutivos independentes.

A preferência das fêmeas por machos guardiões dependente do número de fêmeas que já adicionaram ovos às desovas desses machos está de acordo com a hipótese de evolução do cuidado paternal como uma característica sexualmente selecionada (Tallamy, 2000; 2001). Existem duas hipóteses não excludentes para explicar os mecanismos que levariam à produção desse padrão. A primeira delas é baseada na premissa de que o tamanho da desova é um indicativo do tempo total que o macho guardião passou cuidando da prole: quanto maior a desova, maior o tempo que o macho exerce o cuidado. A partir disso, essa hipótese considera o princípio da desvantagem (Zahavi, 1997), pois machos guardiões que possuem desovas grandes estariam há mais tempo cuidando dos ovos, defendendo-os contra o

ataque de predadores de ovos e de co-específicos usurpadores. Entretanto, essa hipótese não parece se aplicar a *I. pustulosa*, uma vez que as desovas não parecem ser usurpadas e a defesa da prole não gera um custo de sobrevivência aos machos guardiões dessa espécie de opilião. Uma hipótese alternativa considera que um macho que cuida de uma desova grande, composta por ovos em diferentes estágios de desenvolvimento, seria preferencialmente escolhido pelas fêmeas porque elas conseguiriam acessar a quantidade de outras fêmeas que esse macho conseguiu atrair e copular com sucesso. Uma previsão testável dessa segunda hipótese é que as fêmeas seriam mais facilmente convencidas a copular e ovipor em desovas maiores, existindo uma relação negativa entre o tamanho da desova e o tempo de cópula, cortejo e/ou a quantidade de estímulos de cortejo.

A guarda dos ovos pelos machos guardiões de *I. pustulosa* é decisiva para a sobrevivência da prole até a eclosão das ninfas, protegendo-a agressivamente contra predadores de ovos, principalmente co-específicos e outros opiliões. Porém, os benefícios do cuidado paternal para as fêmeas vão além, pois enquanto os machos permanecem junto à prole, elas podem continuar forrageando e alocar essa energia adicional na produção de novos ovos, eliminando os custos de fecundidade que o cuidado implicaria a elas. Por outro lado, os machos guardiões também parecem sofrer baixos custos advindos do cuidado, uma vez que apresentam uma taxa de sobrevivência comparativamente mais alta do que machos que não cuidam da prole, mesmo forrageando menos do que esses indivíduos. Além disso, os indivíduos que protegem os ovos não diminuem seu acesso a parceiras sexuais por exibirem esse comportamento. Ao contrário, eles aumentam a probabilidade de obter uma nova cópula, sendo selecionados pelas suas parceiras exatamente por cuidarem dos ovos de outras fêmeas com as quais já copularam. Sendo assim, a frequência de cuidado pode ser considerada uma característica sexualmente selecionada, equivalente a um *display* sexual e os machos parecem ajustar a frequência de cuidado à prole de acordo com a quantidade de fêmeas disponíveis na população. Dessa maneira, o cuidado paternal em *I. pustulosa* parece ter evoluído por seleção sexual e a preferência das fêmeas pelos machos guardiões deve ser baseada nos benefícios desse comportamento em aumentar a fecundidade total dessas fêmeas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- Buzatto BA, Requena GS, Martins EG, Machado G (2007) Effects of maternal care on the lifetime reproductive success of females in a neotropical harvestman. *J Anim Ecol* 76:937-945
- Clutton-Brock TH (1991) The evolution of parental care. Princeton University Press, New Jersey
- Eggert AK, Müller JK (1997). Biparental care and social evolution in burying beetle: lessons from the larder. In: Choe JC, Crespi BJ (eds) The evolution of social behaviour in insects and arachnids. Cambridge University Press, Cambridge, pp 216-236
- Elpino-Campos A, Pereira W, Del-Claro K, Machado G (2001) Behavioural repertory and notes on natural history of the Neotropical harvestman *Discocyrtus oliverioi* (Opiliones: Gonyleptidae). *Bull Br Arachnol Soc* 12:144-150
- Gnaspini P (1995) Reproduction and postembryonic development of *Goniosoma spelaeum*, a cavernicolous harvestman from southeastern Brazil (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). *Invertebr Reprod Dev* 28:137-151
- Hara MR, Gnaspini P, Machado G (2003) Male guarding behavior in the neotropical harvestman *Ampheres leucopheus* (Mello-Leitão 1922) (Opiliones, Laniatores, Gonyleptidae). *J Arachnol* 31:441-444
- Kight SL (1997) Factors influencing maternal behaviour a burrower bug, *Sehiurus cinctus* (Heteroptera: Cydnidae). *Anim Behav* 53:105-112
- Kury AB, Pinto-da-Rocha R (1997) Notes on the Brazilian harvestmen genera *Progonyleptoidellus* Piza and *Iporangaia* Mello-Leitão (Opiliones: Gonyleptidae). *Rev Bras Entomol* 41:109-115
- Machado G (2007) Maternal or paternal egg guarding? Revisiting parental care in triaenonychid harvestmen (Opiliones). *J Arachnol* 35:202-204
- Machado G, Macías-Ordóñez R (2007) Reproduction. In Pinto-da-Rocha R, Machado G, Giribet G (eds) Harvestmen: The biology of Opiliones. Harvard University Press, Cambridge, pp 414-454
- Machado G, Oliveira PS (1998) Reproductive biology of the Neotropical harvestman *Goniosoma longipes* (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae): mating and oviposition behaviour, brood mortality, and parental care. *J Zool* 246:359-367
- Machado G, Oliveira PS (2002) Maternal care in the Neotropical harvestman *Bourguyia albiornata* (Arachnida: Opiliones). *Behaviour* 139:1509-1524
- Machado G, Raimundo RLG (2001) Parental investment and the evolution of subsocial behaviour in harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Ethol Ecol Evol* 13:133-150
- Martens J (1993) Further cases of paternal care in Opiliones (Arachnida). *Trop Zool* 6:97-107
- Maynard-Smith J (1977) Parental investment: a prospective analysis. *Anim Behav* 25:1-9
- Mora G (1990) Parental care in a neotropical harvestman, *Zygopachylus albomarginis* (Arachnida: Gonyleptidae). *Anim Behav* 39:582-593

- Munguía-Steyer R, Macías-Ordóñez R (2007) Is it risky to be a father? Survival assessment depending on sex and parental status in the waterbug *Abedus breviceps* (Hemiptera: Belostomatidae) using multistate modeling. *Can J Zool* 85:49-55
- Svensson I (1988) Reproductive costs in two sexrole reversed pipefish species (Syngnathidae). *J Anim Ecol* 57:929-942
- Tallamy DW (2000) Sexual selection and evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Anim Behav* 60:559-567
- Tallamy DW (2001) Evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Annu Rev Entomol* 46:139-165
- Tallamy DW, Brown WP (1999) Semelparity and the evolution of maternal care in insects. *Anim Behav* 57:727-730
- Trivers RL (1972) Parental investment and sexual selection. In: Campbell B (ed) *Sexual selection and the descent of man*. Aldine Press, Chicago, pp 136-179
- Willemart RH, Gnaspini P (2004) Breeding biology of the cavernicolous harvestman *Goniosoma albiscriptum* (Arachnida, Opiliones, Laniatores): sites of oviposition, egg batches characteristics and subsocial behaviour. *Invertebr Reprod Dev* 45:15-28
- Zahavi A (1997) *The Handicap Principle: a Missing Piece of Darwin's Puzzle*. Oxford University Press, New York
- Zeh DW, Smith RL (1985) Paternal investment by terrestrial arthropods. *Am Zool* 25:785-805

*Segundo normas da "Springer reference style"*